

INSECTES SOCIAUX

UNIVERSITY OF HAWAII
LIBRARY

MAY 17 '59

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



COMITÉ DE RÉDACTION

J. D. CARTHY, P. H. CHRISTENSEN, A. C. COLE,
K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ, C. JUCCI,
A. RAINIER, D. STEINBERG, T. UCHIDA

Volume V - Décembre 1958 - Numéro 4

MASSON & Cie ÉDITEURS - PARIS

Q2 496
I4

PUBLICATION PÉRIODIQUE TRIMESTRIELLE.

INSECTES SOCIAUX

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

Publiée sous les auspices de

L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

COMITÉ DE RÉDACTION

- J. D. CARTHY, Department of Zoology, Queen Mary College, Mile end Road, London E1 (England).
- P. H. CHRISTENSEN, Universitetets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.
- A. C. COLE, Department of Zoology and Entomology University of Tennessee, Knoxville, Tennessee (U. S. A.).
- K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.
- P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e, France.
- C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.
- A. RAINIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.
- D. STEINBERG, Zoological Institute, Academy of Sciences of the U. S. S. R. Leningrad 164, U. S. S. R.
- T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1959

France et Union Française : **4 500 frs.**

Étranger { Dollars U. S. A. : **12.**
 { Francs Belges : **600.**

Également payable au cours officiel
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Union Française : **4 000 frs.**

Étranger { Dollars : **10.85**
 { Francs Belges : **542.50**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.
 b) Virement par banque sur compte étranger.
 c) Mandat International.

ADMINISTRATION

MASSON et C^{ie}, Éditeurs

120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

o o

SECRÉTAIRE

M. G. RICHARD

105, Boulevard Raspail, PARIS-VI^e

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

SOMMAIRE

Mémoires originaux.

Autumnal populations of Wasps nests, by R. E. BLACKITH and J. H. STEVENSON.	347
<i>Agamomermis pachysoma</i> (Linstow, 1905) N. Comb. (<i>Mermithidae: Nematoda</i>), A parasite of social Wasps, by H. E. WELCH.....	353
Construction et reconstruction de la cellule des rayons d' <i>Apis mellifica</i> , par Roger DARCHEN	357
Comparaison des divers types d'adultoïdes chez <i>Locusta migratoria</i> L., par L. JOLY.	373
Observations on the behavior of brasilian halictid Bees. V, <i>Chloralictus</i> , by CHARLES D. MICHENER and RUDOLF B. LANGE.....	379
Beitrag zur Biologie der Schmarotzerfeldwespen <i>sulcopolistes atrimandibularis</i> Zimm., <i>S. semenowi</i> F. Morawitz und <i>S. Sulcifer</i> Zimm., von JOACHIM SCHEVEN	409
Anatomie comparée du tube digestif des Termites. I. Sous-famille des <i>Termitinae</i> , par CH. NOÏROT et M ^{me} J. KOVOOR.....	439

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

Comité de Rédaction :

J. D. CARTHY, P. H. CHRISTENSEN, A. C. COLE,
K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ, C. JUCCI,
A. RAIGNIER, D. STEINBERG, T. UCHIDA

TOME V

N° 4

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

1958

AUTUMNAL POPULATIONS OF WASPS NESTS

by R. E. BLACKITH and J. H. STEVENSON

(Imperial College Field Station, Sunninghill, Berks.)

INTRODUCTION

This note draws attention to the wide range of composition of autumnal populations of wasps nests of the ground-building species of the genus *Vespula*.

Apart from the data of WEYRAUCH (1935) the published records are scanty, both in respect of the numbers of the different forms and stages of wasps and of their parasites. Moreover, as RICHARDS and RICHARDS (1951) indicate, WEYRAUCH's records for *V. vulgaris* L. are the least satisfactory in that the nests were taken too early in the season for the sexual forms to have matured.

We have recently examined two nests of *V. vulgaris* in the grounds of the Imperial College Field Station. Both nests were in stacks of sods cut and stored under large trees, and separated by some 100 yards. They were taken within a short period of one another (18th. September and 3rd. October, 1957) and were as likely to be comparable as naturally occurring nests ever are, yet the proportions of the inhabitants were quite different. Both nests were taken by pouring some 100 ml. of liquid hydrogen cyanide into the entrance hole, and blocking this hole with a cotton wool plug loosely tamped so as to allow sufficient gas to diffuse through the plug to kill returning foragers flying into the space between the plug and the external entrance. In this way, up to 100 workers have been taken at each nest, having spent the night outside the nest, when, as in this instance, the entrance is blocked after dark the previous evening. Towards the end of the season these straying workers will return in diminishing numbers from first light until midday (BLACKITH, 1957).

Should the passage through the earth be more than about a foot, most of the wasps and their parasites will recover from the cyanide on prolonged airing when the nest is dug out, though this recovery may take up to 24 hr... Doubtless the strong sorption of hydrogen cyanide on damp soil is responsible for the low concentrations reaching the nest; with a short passage it is difficult to judge the dosage so as to avoid killing the nest contents.

POPULATIONS OF WASPS

Table I shows the number of wasps of different castes and stages found in each nest. The adult counts are probably accurate to a few individuals, those of the larvae and pupae are rather more difficult to classify and may be biassed. In any event there is a considerable overlap between the maturation of the last virgin queens and males to be produced and the nest-leaving of those which mature earliest, so that nothing but a census of wasps leaving the nest throughout the daylight hours for some weeks would ensure accuracy in this respect. Our taking of the nests was timed

by a third nest kept in a beehive fitted with an observation entry tube in which the various groups of wasp could be distinguished as they left the nest. We are glad to acknowledge the collaboration of Mr. N. G. M. Hague in this part of the experiment.

Nest A is noteworthy for the excessive number of males, and the entire absence of those virgin queens which are conveniently called gynes (BRIAN, 1957). An obvious explanation for the excess of males would be the death or disfunction of the queen. We were able to recover her from the nest and she laid an egg whilst recovering from the cyanide anaesthesia, and then took some sugared water. An ample supply of ovarial eggs was found on dissection, but unfortunately the queen died during the night before dissection, so that our inability to find sperm in the spermatheca could have been due to the death of the sperm (RICHARDS and RICHARDS, 1951). On the other hand, sperm may have been absent either because the original fertilisation was inadequate, as RUTTNER (1956) found to occur in a queen honey-bee if the sperm is not pressed home by the muscles surrounding the oviduct, or the wasp queen may have exhausted her supply.

The large number of immature workers found in nest B is the chief abnormality in this autumn population, since the workers cease to be produced, or so it is generally supposed, when the sexual forms are laid down (See, for example, RICHARDS, 1953). The physiological age of all but a few of these workers was younger than that of the immature sexual forms, most of which had passed into the advanced stages subsequent to the sealing of the cell. The possibility exists that the worker larvae were neglected for those of the sexual brood, but had yet been laid before the sexual cells were constructed. However this may be, the presence of large numbers of worker larvae is difficult to reconcile either with the view that the change to sexual brood is associated with a particular worker-larvae proportion, or, alternatively, with the idea that transition to the production of sexual brood is irreversible. In either event, some of the later sexual brood must have matured whilst an overwhelming proportion of the worker larvae needed attention from the adult foragers and nurses.

THE DISTRIBUTION OF WASPS IN THE NEST

One feature of the records which we have not seen recorded in the literature is the substantial degree of segregation of the adult forms within the nest. In nest B, whose population was very rapidly killed by the cyanide, almost all the workers were found in or on the envelope. Of the 526 males found in the nest, only 47 were in the top 7 combs, the remainder lying in the bottom of the envelope or in the lowest three combs. The adult queens were found, on the contrary, to be mainly confined to the top combs, especially numbers 3-7 inclusive. This segregation bore no apparent relationship to the cells from which the different forms had

emerged. We have in fact observed on an earlier occasion, with adult virgin queens of *V. germanica* F. that striking grouping of these adults takes place if the illumination is reduced and the temperature is dropped. Rosettes of queens form with their heads facing the centre of the rosette, sometimes as many as four ranks forming up in this way. The centre of the rosette seems to be fortuitously selected, since, if the orientation be dispersed by raising the temperature, and the cooling repeated, the rosettes form at quite different parts of the cage in which the wasps are confined. No workers or males were seen in these groups.

One other form of non-randomness among the queens remains to be noted. TAKAMATSU (1949) found that the queens of *V. lewisii* (Cameron) leave the nest in the autumn in two very marked periods some 10 days apart separated by a lull in activity, neither the peaks nor the lulls being related to the prevailing weather. It is possible, therefore, that the development of the queens of *Vespula* is not a steady process, but may occur in waves, either because the eggs are laid irregularly or because the immature stages are not uniformly tended. Such irregular emergence, from whatever cause, has a bearing on the problem of differential queen infestation by parasites, as noted below.

Lastly, in this section, we have noted that the proportion of foraging workers in nest A is 968 out of a total of 2,160. We were able to capture these foragers separately because the nest entrance was so long (about 3 metres) that the workers leaving the nest had an opportunity to reach the plug before being anaesthetised.

THE PARASITE POPULATION

Wasps' nests in this locality are usually replete with parasites at the end of the season. The external parasites include woodlice, millepedes, numerous larvae of *Volucella* spp. and muscid larvae. Of the internal parasites the beetle *Metoecus paradoxus* (L.) occurs sporadically; we have not found it since 1949. Furthermore, a large parasitic nematode was found to occur irregularly and to be of importance in the vicinity. In a personal communication, Dr. H. E. Welch informed us that these worms were larval mermithids. He has provisionally identified the worm as *Mermis pachysoma* Linstow, 1905, and deals with the taxonomic status of this species in a paper immediately following this one (P 353 to 355).

The importance of this nematode lies in the fact that it is found in the majority of cases in the virgin queens, and only exceptionally in the males and workers. As far as the evidence goes, it is not species specific, being found, as Table 2 shows, in three of the four species of *Vespula* that nest in the ground in Southern England. No parasitised individuals of *V. rufa* L. have been recorded, but the absence of the parasite in this species may be fortuitous.

The differential infestation of queens and workers in the two nests for

which proper counts are available suggests that the treatment given to the maturing castes is different in some respect. Several parasitised queens of *V. sylvestris* (Scop.) were found in a nest originally founded in a beehive. This nest had been entirely out of contact with the ground during its development (Table 2) and was reared on the staging of a greenhouse. This observation, in collaboration with Mr. N. G. M. Hague, establishes that the worms must be taken into the nest by the foragers, either adventitiously or as part of the load of food, and do not invade the nest from the soil. The problem is then to decide the origin of infestation. The occasional finding of worms in the workers or males implies that the worms are introduced to the larvae of all groups but may fail to develop except in the queens.

In order to discover whether the worms are to be found in the larval or pupal queens, a sample of 135 of these forms from nest B was examined, but no parasites were found. If this sample were representative of the whole queen population of the nest, the absence of worms would exclude the possibility that they develop within the larvae; on the other hand, any sample of the immature stages is necessarily different from those queens which have already emerged, since we have already discussed the waves of emergence of the queens. Indeed, it was evident, from the fact that queens from some parts of the nest were more often infected than were other queens, that the infestation is non-random even within this caste, although it was not practicable to relate the source of infested wasps to any particular comb as the queens were removed from the nest and laid out for examination.

An exact test of the significance of the differential infestation of males and workers in the nest of *V. germanica* shows that the hypothesis of equal infestation rates for the two groups is effectively disproved ($P = 0.014$). Thus different rates of infestation exist for queens, males and workers in this nest. Evidently, the process of infestation is related to some feature of the development of the wasps, but one needs to remember that a sudden, temporary, influx of parasites into a nest where each group is developing at its appropriate rate can easily give rise to such apparently different rates of parasitism. Nevertheless, the fact that the infestation pattern in the nests of *V. germanica* and *V. vulgaris* is essentially the same tends to support the suggestion that the nematodes are introduced with the larval diet.

Summary.

Although only preliminary results are given, they are sufficient to draw attention to the diversity of the autumnal populations of wasps' nests, whether in respect of the proportions of the larvae and adults, or of the castes and sexes. This diversity is demonstrated by observations made on similar nests, and is also shown by the parasite population.

TABLE I. — CONTENTS OF NESTS OF *Vespula vulgaris* DEVELOPED UNDER COMPARABLE CONDITIONS.

	NEST A.	NEST B.
Item of census.	—	—
Date taken.....	18.ix.'57	3.x.'57
No. of combs	6	11
<i>Adults.</i>		
Functional queen	1	1
Virgin queens (gynes).....	0	710
Males	1,197	526
Workers	2,160	1,582
Total adult population	3,358	2,819
<i>Immature forms.</i>		
Males and queens	1,979	987
Workers	0	2,471
Total of immature forms	1,979	3,458
Total of all forms.....	5,337	6,277
Actual worker/larva ratio, counting pupae as larvae.....	1.09 : 1	0.46 : 1
Males emerged/queens emerged..	—	0.74 : 1

TABLE II. — DIFFERENTIAL PARASITISM OF WASPS BY *Mermis pachysoma*.

SPECIES.	GROUP.	SEASON.	PARASITISED.	NOT PARASITISED.	SAMPLE TOTAL.
—	—	—	—	—	—
<i>V. germanica</i>	{ Queens	1955	65	123	188
	{ Males		1	392	393
	{ Workers		3	64	67
<i>V. vulgaris</i> (Nest B of Table I)	{ Queens	1957	65	645	710
	{ Males		0	226	226
	{ Workers		0	218	218
<i>V. sylvestris</i>	{ Queens	1955	5	25 (1)	30
	{ Males		not sampled		
	{ Workers		not sampled		
<i>V. vulgaris</i> (2)	Queens ?	1932	8	23	31

(1) Died from other causes.

(2) Data from Beck (1937).

Notwithstanding some taxonomic difficulties, a brief account of the distribution of a larval mermithid, parasitic in several species of social wasp, is presented. These worms occur but rarely in the males and workers, although sporadically they may attain considerable rates of infestation in the virgin queens.

Sommaire.

Bien que des résultats de caractère préliminaire seulement soient donnés, ceux-ci suffisent à faire ressortir la diversité de la population automnale des guêpiers. Cette diversité se manifeste soit par la proportion des castes et des sexes observée à l'état de larve ou d'adulte dans des guêpiers semblables, soit par la population des parasites.

On a noté dans plusieurs espèces de guêpes sociales la présence, à l'état larvaire, d'un helminthe parasite, bien que sa taxonomie soit difficile. Ce ver ne se trouve que rarement dans les mâles et les ouvrières; il atteint parfois un pourcentage considérable de parasitisme dans les reines vierges.

Riassunto.

Benché solo pochi risultati di carattere preliminare siano presentati, essi sono sufficienti per far risaltare la diversità della popolazione autunnale dei vespai.

Questa diversità è mostrata sia dalla proporzione delle caste e dei sessi osservata nelle larve e negli adulti in vespai simili, sia dalla popolazione dei parassiti.

Si è constatata, in parecchie specie di vespe sociali, la presenza allo stato larvale di un nematode parassitico, nonostante certe difficoltà tassonomiche. Questo verme, di rado presente nei maschi e nelle operaie, raggiunge talvolta una percentuale considerabile di parassitismo nelle regine vergini.

REFERENCES

1937. BECK (R.).—*Mermis* Thread Worm (Nematode) in Wasp (*Vespa vulgaris*) [*Ent. Rec.*, **49**, 65].
1957. BLACKITH (R. E.).—Social facilitation at the nest entrance of some social hymenoptera (*Physiol. zool. comp.*, **4**, 388-402).
1957. BRIAN (M. V.).—Caste determination in social insects (*Ann. Rev. Ent.*, **2**, 107-120).
1953. RICHARDS (O. W.).—*The Social Insects*, London.
1951. RICHARDS (O. W.), RICHARDS (M. J.).—Observations on the social wasps of South America (*Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **100**, 1-170).
1956. RUTTNER (F.).—Zur Frage der Spermaübertragung bei der Beinenkönigen (*Insectes Sociaux*, **3**, 35-36).
1949. TAKAMATSU (Y.).—Studies on *Vespula lewisii* (Cameron), III, On the nest-leaving of the new queen at the latter part of autumn (*Physiol. and Ecol.*, **3**, 38-42).
1935. WEYRAUCH (W.).—*Dolichovespula* und *Vespa* Vergleichende Uebersicht über zwei wesentliche Lebensstypen bei sozialen Wespen (*Biol. Zentrbl.*, **55**, 484-524).

A GAMOMERMIS PACHYSOMA (LINSTOW, 1905)
N. COMB. (MERMITHIDAE : NEMATODA),
A PARASITE OF SOCIAL WASPS (1)

by H. E. WELCH

(Entomology Laboratory, Belleville, Ontario.)

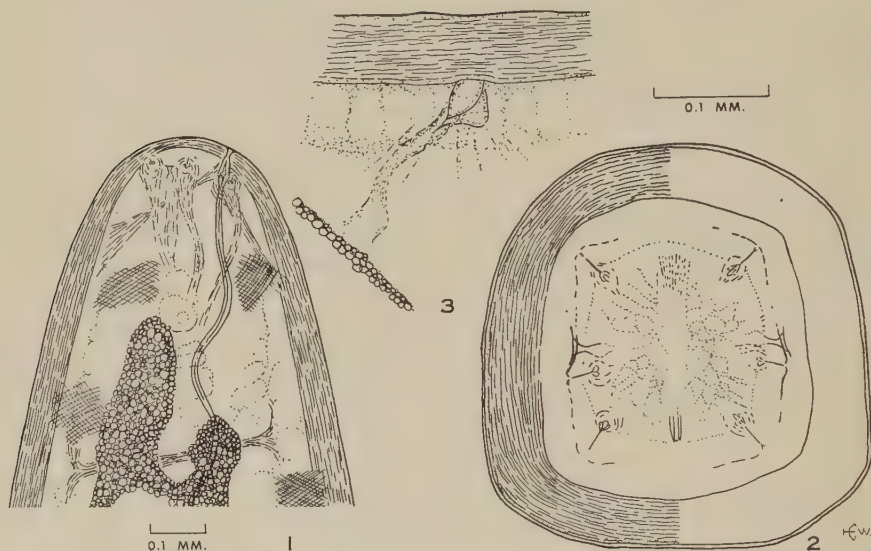
Blackith and Stevenson's record (1958) of a mermithid parasite in *Vespula vulgaris* (L.) and *V. germanica* (F.) in Berkshire is the fourth for these hosts in southern England. In 1937 Beck described a mermithid in *V. vulgaris* from Somerset. The earliest record is that of Baird (1853), who briefly described *Gordius vespae vulgaris* from a specimen of *V. vulgaris* collected near London. In 1905 Linstow described the species *Mermis pachysoma*, found by A. E. Shipley in the haemocoel of *V. germanica* at Cambridge. Examination of the type material of Baird's species from the British Museum (Natural History) and of Linstow's from the Zoological Museum of Humboldt University, Berlin, revealed that they are of the same species and are identical with the species of Blackith and Stevenson. The specific name *pachysoma* is correct as *Gordius vespae vulgaris* is a polynominal and is not available under the Code.

The material of Blackith and Stevenson permitted a detailed examination of the papillae and amphids, structures undescribed by Baird and Linstow but important in the identification of the species. Sixteen papillae were found in the six rudimentary lips, two papillae in each of the two lateral lips, and three papillae in each of the two dorso-lateral and two ventro-lateral lips. The fibrous tracts in the dorso- and ventro-lateral lips were easily seen, but the tract and papillae in the two lateral lips could only be seen clearly in face view. The amphids are small, inconspicuous, vase-shaped organs lying slightly dorsal and posterior to the lateral papillae. A small stirrup-shaped structure is 0.5 mm. from the terminus of some specimens and probably represents the spicular primordium (fig. 3). The tail is bluntly rounded without an appendage. The 15 specimens examined had an average length of 46 mm. (range 22-77 mm.) and average width of 0.92 mm. (range 0.63-1.01 mm.). These measurements compare favourably with those of Linstow's four specimens.

Linstow gave no reason for his assignment of this species to *Mermis*

(1) Contribution No. 3814, Entomology Division, Science Service, Department of Agriculture, Ottawa, Canada.

Dujardin, 1842. The papillar and the general structure of his specimens are dissimilar to those of immature stages of *M. nigrescens*, the type species of *Mermis*. The immaturity of his material prevents the determination of the number of spicules and structure of the vagina, important characters of *Mermis*. The number of papillar groups and longitudinal chords and the structure of the amphids suggest the genus *Hexamermis* Steiner, 1924, but a knowledge of the adult genital structure is necessary for a positive



FIGS. 1-3. — *Agamomermis pachysoma* (Linstow, 1905) n. comb.

1. Head in profile. 2. Face view of head. 3. Spicular primordium.

assignment. The most logical assignment is the genus *Agamomermis* Stiles, 1903, a collective group of immature mermithids having generic status under a recommendation to Article 8 of the Code.

Summary.

Gordius vespae vulgaris Baird, 1853, is suppressed as a synonym of *Mermis pachysoma* Linstow, 1905. *M. pachysoma* is transferred to the collective group *Agamomermis* Stiles, 1903. Examination of the head of the species revealed 16 papillae in six groups and small vase-shaped amphids.

Sommaire.

Gordius vespæ vulgaris Baird, 1853, est un synonyme de *Mermis pachysoma* Linstow, 1905. *M. pachysoma* est transféré au genre collectif

Agamomermis Stiles, 1903. On rencontre sur la tête de cet animal 16 papilles réparties en 6 groupes et de petites amphides en forme de vase.

Zusammenfassung.

In dieser Arbeit ist *Gordius vespae vulgaris* Baird, 1853 als ein Synonym von *Mermis pachysoma* Linstow, 1905, beschrieben. *M. pachysoma* Linstow ist in die kollektive Gattung *Agamomermis* Stiles, 1903 gestellt. Sechzehn Papillen in sechs Gruppen und kleinen vasenförmigen Amphiden waren auf dem Kopf des Artes gefunden.

REFERENCES

1853. BAIRD (W.).—*Catalogue of the Species of Entozoa, or Intestinal Worms, Contained in the Collection of the British Museum*, London.
1958. BLACKITH (R. E.), STEVENSON (J. H.).—Autumnal populations of wasp nests (*Insectes Sociaux*, **V**, 347-352).
1937. BECK (R.).—Mermis thread worm (nematode) in wasp (*Vespa vulgaris*) [*Ent. Rec.*, **49**, 65].
1842. DUJARDIN (F.).—Mémoire sur les Gordius et les Mermis (*C. R. Acad. Sc., Paris*, **15**, 117-119).
1905. LINSTOW (O. von).—Helminthologische Beobachtungen (*Arch. mikr. Anat.*, **66**, 355-366).
1924. STEINER (G.).—Beiträge sur Kenntnis der Mermithiden. 2 Teil. Mermithiden aus Paraguay in der Sammlung des Zoologischen Museums zu Berlin (*Zbl. Bakt.* (2 Abt.), **62**, 90-110).
1903. STILES (C. W.).—A parasitic roundworm (*Agamomermis culicis* n. g., n. sp.) in American mosquitoes (*Culex sollicitans*) [*Bull.* **13**, *Hyg. Lab., U. S. Pub. Health and Marine Hosp. Serv.*, 15-17].
-

CONSTRUCTION ET RECONSTRUCTION DE LA CELLULE DES RAYONS D'APIS MELLIFICA

par

Roger DARCHEN

(Laboratoire de Recherches apicoles, Bures-sur-Yvette, France.)

A diverses reprises, nous avons décrit l'activité incessante des abeilles autour de leurs rayons déjà construits, pour les remanier plus ou moins profondément, pour les transformer au cours de leur existence : une abeille retire une boulette de cire qu'elle vient de fixer et la transporte ailleurs, une autre insère un déchet de cire à la place vide ; des parois détruites sont remplacées par d'autres dans un plan nouveau pour que l'orifice de la cellule soit à peu près au même niveau que les voisins. Enfin, LINDAUER, au moyen d'insectes marqués par des taches de couleur, a pu compter les *centaines* d'abeilles qui se succèdent dans l'édification d'un *seul* opercule. Il était donc temps d'examiner plus attentivement encore la portée et l'extension de ces retouches, les techniques de travail des abeilles sur les cellules.

1. — La régulation des plans des parois des cellules.

Il est intéressant de constater par transparence l'uniformité de l'épaisseur des parois des rayons naturels construits par les abeilles. D'autre part, un examen attentif des cloisons de cire, à la loupe binoculaire, avec un éclairage rasant la surface à examiner nous fait découvrir la présence indubitable de sillons nombreux dans la cire, traces certaines de raclages par les mandibules ; dans les parois, ils affectent un sens bien déterminé parallèle aux orifices des cellules ; et sur les fonds rhombododécaédriques, ils présentent au contraire des sens multiples (fig. 1).

Apportons maintenant quelques irrégularités dans l'épaisseur des séparations de rayons de mâles ou d'ouvrières au moyen de quelques gouttes de cire fondue, qui peut être colorée avec du bleu de méthylène. Certaines cloisons présentent donc désormais des protubérances plus ou moins prononcées, qui, par transparence, paraissent beaucoup plus sombres que les



FIG. 1. — Stries formées par les mandibules des abeilles et observées dans les parois de cire (A) et les fonds des alvéoles (B).

régions voisines ; les sillons de raclage disparaissent sous la cire fondue. Très rapidement, au bout de deux ou trois heures quelquefois, les parois épaissies sont grattées, prennent l'apparence des voisines et se confondent avec elles (si la cire n'a pas été colorée). En revanche, les parties retouchées tranchent en vert sur l'ensemble des constructions, si l'on a pris soin de se servir de la cire colorée. Les sillons des retouches se trouvent dans les sens initiaux, parallèles aux orifices des cellules pour les parois, divers pour les fonds.

On peut encore introduire dans les cellules de petits cylindres de polyvinyle mince, dont les deux extrémités sont ouvertes, l'une vers le fond, l'autre vers l'extérieur. Dans ce cas, les insectes extraient toujours les corps étrangers de leur loge et les jettent à l'extérieur.

Même après la construction du rayon, les abeilles sont donc capables de percevoir rapidement, à l'intérieur de la ruche, les faibles variations de l'épaisseur ou de la rugosité des cloisons séparant les cellules et d'y apporter les modifications nécessaires. D'ailleurs VUILLAUME a remarqué que les fonds des cupules royales doivent être bien hémisphériques et sans irrégularités pour être acceptés par les ouvrières orphelines.

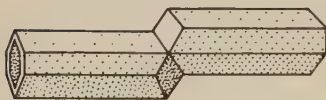
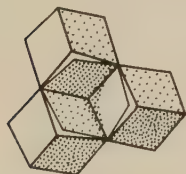


FIG. 2.

FIG. 2. — Cellules opposées d'un rayon normal (d'après F. HUBER).



FIG. 3.

FIG. 3. — Un orifice a été formé expérimentalement au moyen d'une aiguille chauffée : la cire fondue forme un bourrelet circulaire.

2. — La destruction des fonds des cellules.

Le fond d'un alvéole, on le sait, est formé de trois losanges qui séparent une cellule de trois autres opposées (fig. 2) ; ainsi, toute cellule est en contact avec trois autres par son fond et avec six par ses côtés.

Il est donc facile de comprendre qu'en perçant un rhombe de la base d'une cellule, on effectue, en même temps, la même opération pour une des trois cellules en regard. Nous avons

ainsi systématiquement ménagé des perforations avec un fil de fer chauffé dans un, dans deux ou trois losanges d'un rayon composé de cellules de mâles ou de cellules d'ouvrières : les rayons sont désormais à claire-voie et les lèvres des trous forment des bourrelets de cire fondue (fig. 3).

Les ouvertures sont rapidement bouchées, en deux temps : 1° apport de cire vierge et de cire récupérée ailleurs afin de colmater les orifices ; 2° raclage des fonds pour obtenir une épaisseur normale. Les deux moments de la reconstruction se suivent de près sur chaque cellule et sont presque simultanés sur toute la surface du rayon.

Si les côtés de la cellule ont été colorés avec un liséré de cire mélangée de bleu de méthylène, les réparations sont effectuées avec elle suivant la dis-

tance qui sépare les trous des bords : ainsi la coloration des brèches obturées va décroissant du plan des orifices cellulaires au plan médian du rayon ; la quantité de cire récupérée et introduite dans le matériel de reconstruction diminue avec l'éloignement des brèches colorées des orifices cellulaires. Ce fait nous apporte donc la certitude d'un phénomène intéressant connu et décrit en partie par MEYER : l'utilisation de débris de cire récoltés à l'intérieur de la ruche dans les zones de pleine construction sociale.

Il est encore possible et relativement aisé d'introduire un couteau à mastic chauffé, parallèlement au fond des cellules, et de le déplacer rapidement dans le plan : les fonds disparaissent. On est donc en présence de tubes

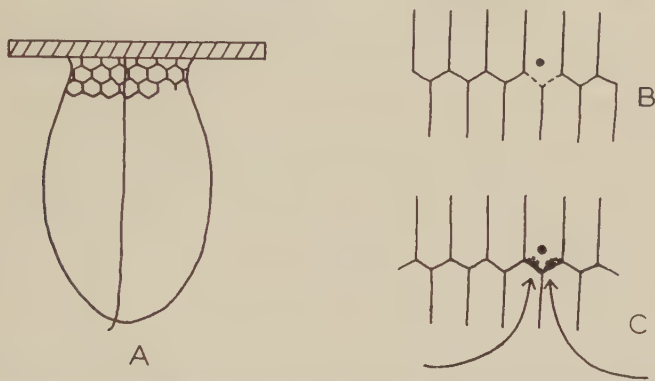


FIG. 4. — Un fil de fer fin est inséré à l'intérieur d'un rayon : il est fixé sur le haut du cadre et se trouve maintenu parallèle à 5 mm au-dessus du plan déterminé par les fonds des alvéoles. A, rayon vu de face ; B, rayon vu en coupe (les fonds des cellules ont été percés) ; C, réparations effectuées par les Abeilles.

hexagonaux juxtaposés et alternés que les abeilles vont réparer par de nouveaux fonds standard. Signalons, cependant, qu'une des faces du rayon est alors assez irrégulière et composée de grandes et de petites cellules, d'alvéoles de colmatage. Ce phénomène apparaît, peut-être, à cause du léger déplacement des cellules au cours de la préparation de l'expérience.

Perçons encore les trois losanges du fond de certaines cellules d'un rayon ; collons au fond de celles ainsi perforées un morceau de polyvinyle. Avec célérité, les abeilles retirent la plupart des obstacles et détruisent même les parois pour extraire ces corps étrangers. Cependant, avant leur élimination totale, les orifices des bases des cellules libres de tout écran sont rebouchés, mais restent épais et irréguliers.

L'accès des alvéoles doit donc être libre de tous les côtés pour permettre l'obtention de fonds normaux, comme le prouvent encore les résultats des expériences qui vont être décrites.

On peut, en effet, empêcher les cirières d'atteindre les fonds détruits au moyen de fils de fer fixés horizontalement dans les parois des cellules et parallèlement à leur fond. Dans ce cas, les abeilles apportent de la cire aux endroits où les orifices des fonds sont accessibles, les ferment, les polissent, tandis que l'autre face de la pièce de cire demeure irrégulière (fig. 4).

3. — La destruction des parois.

Le problème des reconstructions devient plus difficile si l'on supprime soit une partie des parois, soit plusieurs, soit des parois et des fonds à la fois.

Les insectes réparent extrêmement vite les parois absentes à l'intérieur d'un rayon. Ils agissent de même avec des rayons dont on a retiré toutes les



FIG. 5.

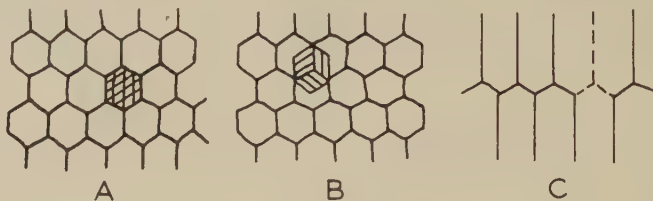


FIG. 6.

FIG. 5. — Rayon observé par la tranche : la partie formée de traits discontinus représente la face enlevée au moyen d'un couteau à mastic chaud.

FIG. 6. — Les hachures représentent les parties détruites dans les cellules opposées sur l'avant (A) et sur le revers (B) d'un même rayon vu de face. C, le même rayon observé en coupe.

cellules d'un côté des parois au moyen d'un couteau à mastic suffisamment chauffé (fig. 5). Dans les cas habituels, sur un rayon normal, elles reconstruisent les nouvelles parois aux emplacements primitifs. Pour se rendre compte de ce phénomène, il suffit d'observer les cloisons édifiées aux empla-

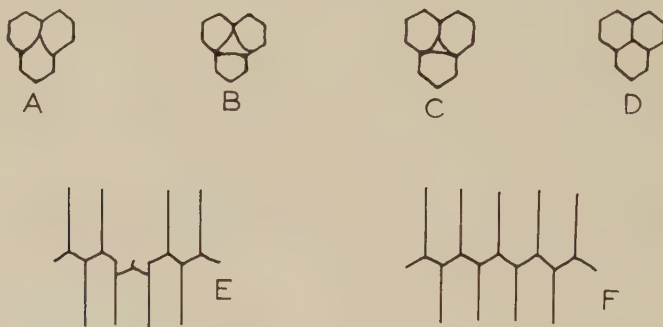


FIG. 7. — Différents stades des réparations des cellules de l'expérience de la figure 6. En A, B, C et D, les alvéoles sont vus de face ; en E et F, de profil.

cements d'un certain nombre de cellules supprimées sur une même ligne.

Décrivons maintenant l'expérience dans laquelle les cirières trouvent devant elles sur un côté du rayon une cellule sans fond, et, sur l'autre, trois cellules dont un losange du fond et deux côtés intérieurs sont absents (fig. 6). Les insectes apportent de la cire au fond de l'alvéole : aucun losange n'y apparaît encore. Le fond peut même être situé en-deçà du plan dans lequel se tiennent tous les fonds des autres cellules (fig. 7) ; les parois

internes des trois cellules sont d'abord indépendantes et forment des arcs de cercle tangents deux par deux, puis elles s'unissent rapidement tandis que le fond se transforme en trois rhombes normaux et entre dans le plan des fonds des autres cellules (fig. 7). A la fin de l'expérience, les brèches disparaissent au milieu des autres cellules du rayon.

Si la cellule, ouverte de chaque côté, est traversée par un fil de fer parallèle à 5 mm au-dessus du plan des orifices des cellules, son fond reste irrégulier et informe.

4. — L'écrasement des parois des cellules.

Au cours des manipulations, il n'est pas rare d'écraser plus ou moins les rayons par une chute malencontreuse ou par un choc sur un corps étranger. Quelques heures après la remise du cadre dans la ruche, le dégât est réparé : les cellules sont redressées.

J'ai donc répété les mêmes dégâts d'une façon systématique. J'ai d'abord aplati légèrement les lèvres des cellules de rayons de mâles ou d'ouvrières : elles sont démolies en partie et reconstruites assez lentement (fig. 8). D'une façon générale, on peut dire que le redressement des parois

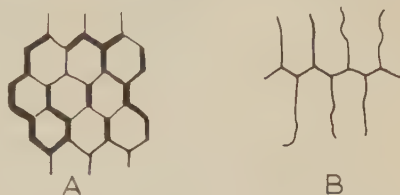


FIG. 8. — Aspect de cellules écrasées dans un rayon normal, vu de face (A) et de profil (B).

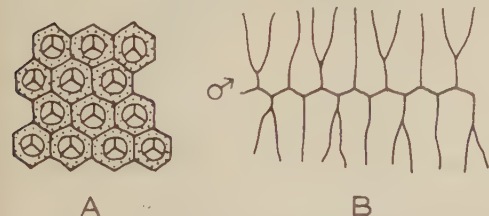


FIG. 9. — Réparation du rayon dont les cellules ont été presque totalement écrasées [rayon observé de face (A), de profil (B)].

côté et de l'autre, en grande partie, les formes des fonds des cellules (fig. 9). Pour expliquer les résultats de ces expériences, on doit distinguer entre les rayons composés de cellules de mâles ou de cellules d'ouvrières. Dans le premier cas, les abeilles se trouvent devant un problème extrêmement complexe, semble-t-il, car elles n'édifient plus de grosses cellules sur les anciennes, elles bâtissent d'abord des cellules d'ouvrières encadrées de nombreuses cellules de colmatage, qui, à leur tour, servent de bases à de nombreux alvéoles d'ouvrières. On est ainsi devant un rayon composé de cellules superposées assez irrégulières, un rayon à étages (fig. 9). Les abeilles creusent plus ou moins la cire écrasée autour des fonds de cellule et composent un nouvel édifice sur ces bases sans négliger tout à fait les

est beaucoup plus long que la réparation totale des cloisons : les abeilles sont plus lentes à résoudre ce problème ou bien le travail est beaucoup plus important puisqu'il s'agit ici de détruire des séparations de cire, mais aussi de les reconstruire.

Écrasons ensuite les cellules de façon à transformer le rayon en une feuille de cire épaisse sur laquelle on distingue encore d'un

anciennes. La réédification des cellules écrasées d'un rayon d'ouvrières est beaucoup plus simple à décrire, puisque à part quelques alvéoles de colmatage le rayon présente un aspect normal : les abeilles, utilisant les fonds et la cire écrasée, bâtissent de nouveaux alvéoles. Cependant, après plusieurs jours, le rayon présente une coupe assez anormale, car son épaisseur très forte au sommet diminue progressivement jusqu'à la base (fig. 10).

En conclusion, les abeilles semblent utiliser, de préférence, des cellules de petite taille pour réparer les dommages créés à l'intérieur de leurs édifices. Nous avons signalé ce phénomène lors du colmatage des trous ou des brèches, créés artificiellement à l'intérieur des rayons.

5. — La destruction des parois de faces entières et leur remplacement par d'autres étrangères aux rayons.

A l'aide du large couteau à mastic chauffé, retirons à deux rayons,

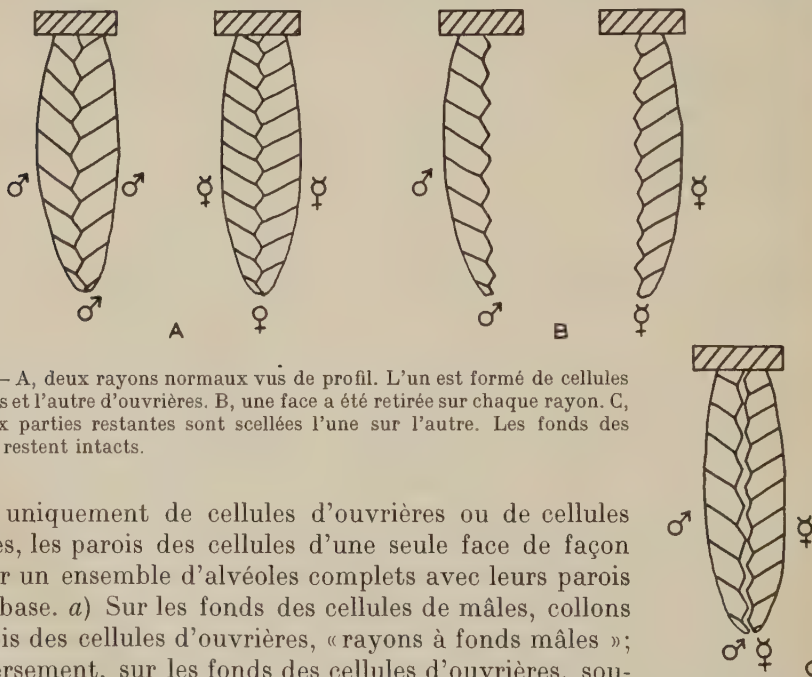


FIG. 11. — A, deux rayons normaux vus de profil. L'un est formé de cellules de mâles et l'autre d'ouvrières. B, une face a été retirée sur chaque rayon. C, les deux parties restantes sont scellées l'une sur l'autre. Les fonds des cellules restent intacts.

formés uniquement de cellules d'ouvrières ou de cellules de mâles, les parois des cellules d'une seule face de façon à garder un ensemble d'alvéoles complets avec leurs parois et leur base. a) Sur les fonds des cellules de mâles, collons les parois des cellules d'ouvrières, « rayons à fonds mâles » ; b) Inversement, sur les fonds des cellules d'ouvrières, soudons, de la même manière, les parois des cellules de mâles « rayons à fonds

d'ouvrières ». *Veillons à alterner* les tubes hexagonaux formés par les parois pour « conditions naturelles » (fig. 11).

Le rayon, formé de « fonds d'ouvrières », est remodelé de la façon suivante : les parois des cellules mâles sont transformées de telle sorte que les ouvertures diminuent et prennent les mêmes dimensions que les cel-

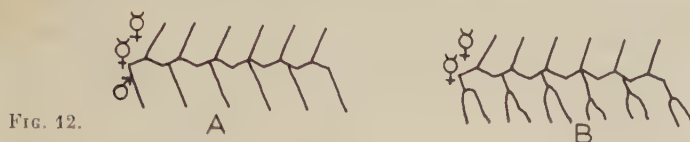


FIG. 12.

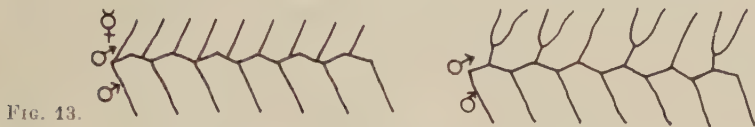


FIG. 13.

FIG. 12. — Des alvéoles d'ouvrières sont superposées à des cellules de mâles sans fond (A, expériences ; B, résultats).

FIG. 13. — Des cellules de mâles sont soudées à des alvéoles d'ouvrières sans fond (A, expériences ; B, résultats).

lules d'ouvrières : le bas des parois des cellules ne semble pas modifié ; enfin, sur ces alvéoles, les abeilles construisent de nouvelles cellules alternant avec des cellules de colmatage (fig. 12). Ces résultats sont à rapprocher de ceux que nous avons signalés précédemment : les abeilles diminuent les orifices des cellules de mâles lorsqu'une reine féconde y pond des œufs d'ouvrières (R. DARCHEN, C. VIZIER, M. VUILLAUME).

Le rayon, formé de « fonds de mâles », est beaucoup plus profondément retouché : les parois soudées sont plus ou moins détruites et remplacées par d'autres pour qu'elles épousent les dimensions des fonds mâles ; cependant, les abeilles n'édifient que des cellules d'ouvrières entourées de cellules de colmatage qui servent encore de bases à de nouvelles cellules d'ouvrières ; on découvre encore ici à la fin des travaux des rayons à cellules étagées (fig. 13).

Donc, dans un cas comme dans l'autre, les insectes modifient les parois rapportées, *pour obtenir des cellules d'ouvrières, et ne touchent pas aux cellules qui ont gardé leur propre fond. Le fond semble toujours déterminer les régulations observées.* Enfin, l'édification des cellules sur le côté transformé est en retard sur le côté opposé.

L'expérience suivante confirme ces conclusions. Avec le couteau à mastic chauffé, répétons le découpage précédent, mais respectons les fonds dans tous les cas et collons, fond sur fond, les bâtisses d'ouvrières et celles des

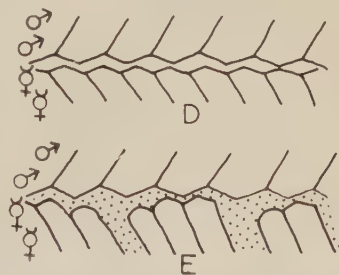


FIG. 14. — Des alvéoles d'ouvrières avec leur fond sont fixés sur des cellules de mâles avec leur fond.

mâles. Le rayon, obtenu par ce travail, prend donc son aspect habituel, mais au centre deux épaisseurs de cire séparent un côté formé de cellules de mâles et un autre de cellules d'ouvrières (fig. 14). Dans ce cas, les cirières vont continuer à édifier leurs rayons sans retouches aussi longtemps que le creusement des fonds ne les mettront pas en contact avec des fonds de type opposé aux parois dans lesquelles elles sont encastrées pour travailler. Si un orifice dans les fonds leur fait atteindre la base mâle, elles

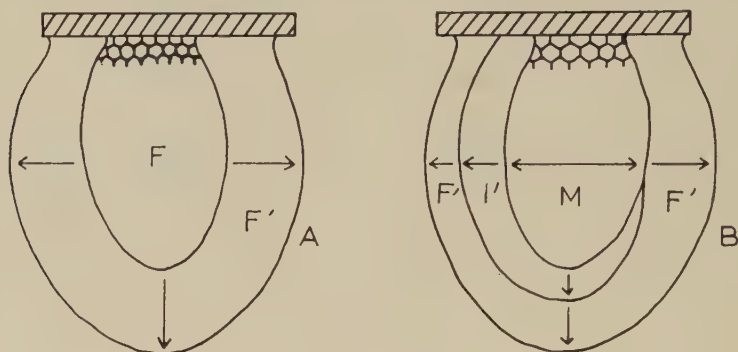


FIG. 15.

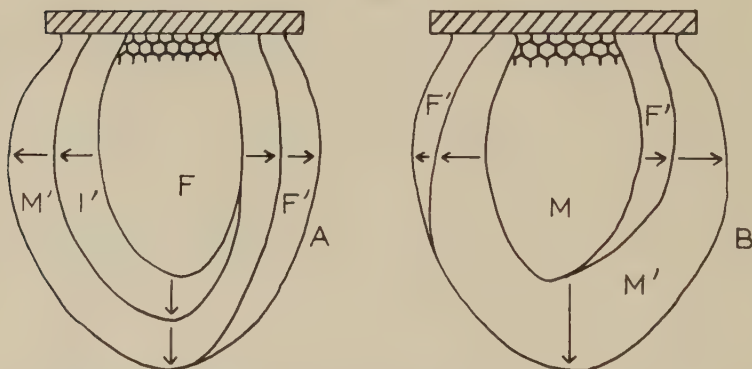


FIG. 16.

FIG. 15. — Premier exemple du développement du rayon de la figure 14 (avers, à gauche ; revers, à droite). Le côté formé de cellules de mâles l'a emporté sur le côté composé de cellules de mâles. F, cellules d'ouvrières ; M, cellules de mâles ; I, cellules intermédiaires.

FIG. 16. — Deuxième exemple du développement du rayon de la figure 14 (avers à gauche ; revers à droite). Le côté formé de cellules de mâles l'a emporté sur le côté composé de cellules de mâles. F, cellules d'ouvrières ; M, cellules de mâles ; I, cellules intermédiaires.

modifient le bas des parois des cellules d'ouvrières voisines de celles où elles se trouvent engagées, détruisent et surélèvent les fonds voisins. Une coupe à travers le rayon permet ainsi de remarquer des cellules de colmatage et des cellules à orifices d'ouvrières et à fonds de mâles (fig. 14). Si, au contraire, elles perçoivent une base d'ouvrières à travers le trou, elles détruisent les parois des cellules de mâles où elles se trouvent et forment des cellules d'ouvrières et de colmatage assez irrégulières. Mais c'est surtout pendant la croissance de ce rayon extraordinaire que les insectes vont

se trouver dans une situation assez difficile à surmonter. En effet, quelle solution adopter, puisqu'un côté se compose de cellules de mâles et l'autre de cellules d'ouvrières ? En définitive, l'une des faces l'emportera. Mais de quelle manière s'y prennent-elles, car le problème est assez ardu ? Elles sauront d'abord courber les fonds et les parois des nouvelles bâtisses pour augmenter les dimensions des cellules d'un côté et les diminuer de l'autre. Enfin, elles édifieront autant de cellules intermédiaires et de cellules de colmatage qui leur seront nécessaires pour obtenir des cellules de mâles ou des cellules d'ouvrières. Les cellules de colmatage peuvent encore servir à leur tour de base pour de nouveaux alvéoles (fig. 15 et 16).

Répétons encore les mêmes opérations sur deux rayons dont les cellules sont de même espèce, des cellules d'ouvrières en l'occurrence ; gardons

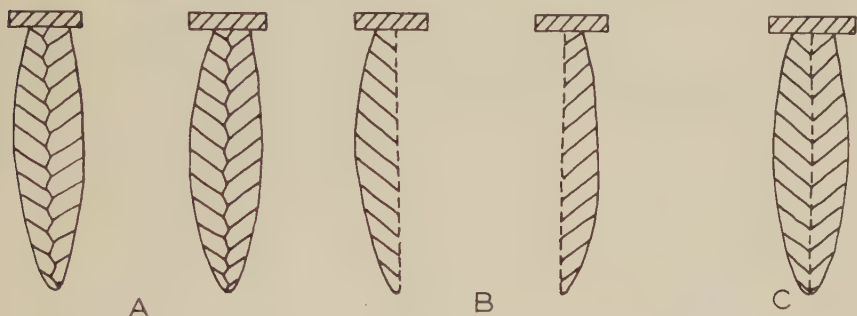


FIG. 17. — Des cellules d'ouvrières dépourvues de leur fond sont superposées à des cellules de même espèce de façon que les prismes formés par les parois des cellules des deux côtés ne soient pas alternés mais dans le prolongement les uns des autres. Deux rayons normaux (A), dont un côté a été supprimé par un couteau à mastic (B). Les parties restantes sont soudées (C).

deux rayons, l'un composé d'une rangée de cellules complètes avec leur fond, l'autre d'une rangée de prismes, ouverts aux deux extrémités ; soudons-les de façon que les tubes hexagonaux et les fonds soient *dans le prolongement les uns des autres*. Ici, les abeilles rognent tout ce qu'elles peuvent, modifient les prismes à leur base, près du fond, pour retrouver l'alternance normale des cellules sur une face et sur l'autre. Signalons cependant la présence de cellules anormales et quelques fonds plats qui restent inchangés au cours du temps.

On peut enfin opposer l'une en face de l'autre deux rangées de prismes, ouverts à chaque bout. Les abeilles vont encore introduire des cloisons médianes, alterner les tubes d'une face et de l'autre, mais on découvrira de nombreuses cellules irrégulières et des fonds plats qui ne disparaîtront pas après plusieurs jours (fig. 17).

Bref, ces expériences nous ont permis de montrer l'importance des fonds dans les constructions des alvéoles, par suite, la subtilité de la perception des formes par les abeilles.

6. — Insertions d'obstacles dans les cellules du rayon.

Commençons par insérer dans les parois, parallèlement aux fonds des cellules, quelques morceaux de bois de la taille d'une allumette.

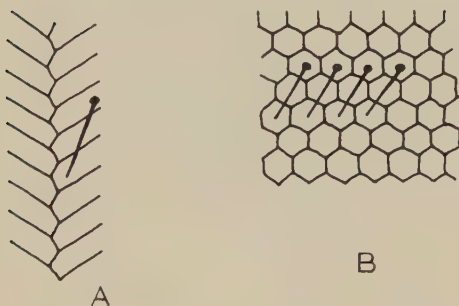


FIG. 18. — Des épingles d'acier sont insérées obliquement dans un rayon observé de profil (A) et de face (B).

Les abeilles grignotent la cire autour de ces obstacles qui disparaissent rapidement, parce qu'ils tombent d'eux-mêmes ou parce qu'ils sont arrachés par les insectes, même lorsqu'ils sont encore entourés de cire.

Piquons obliquement des aiguilles munies de têtes au travers des cloisons (fig. 18). Au moment de l'examen du rayon, bon nombre d'aiguilles ont été retirées et en-

traînées à l'extérieur au travers des grilles à pollen ; les parois sont même reconstruites. Deux aiguilles encore fixées nous indiquent suffisamment la technique utilisée par les abeilles pour se débarrasser de ce corps étranger : elles détruisent les parois autour de l'obstacle et l'arrachent dès qu'elles en ont la possibilité.

Insérons donc dans les cloisons du rayon un fil de fer fixé au bois du haut du cadre. Il n'arrêtera pas le développement du rayon en largeur et en hauteur, mais il entraînera la destruction et l'arrêt du développement des parois des cellules autour de lui. Les alvéoles qui le longent possèdent d'ailleurs des formes extrêmement bizarres

(fig. 19). Le remplacement du fil de métal par une ficelle apporte d'autres

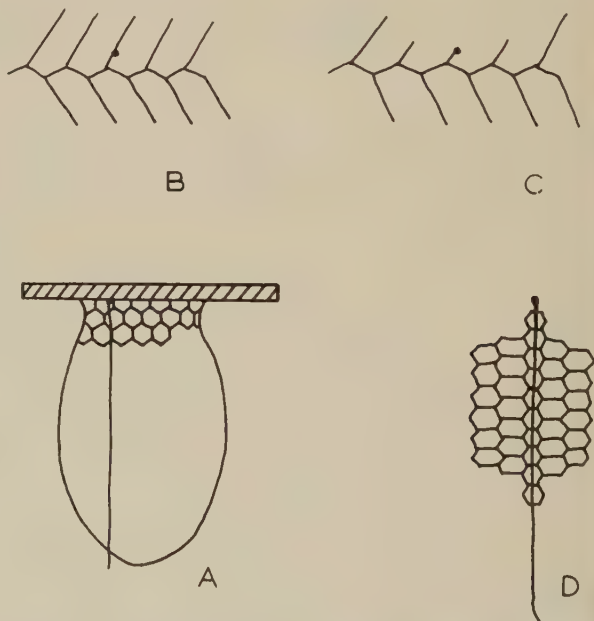


FIG. 19. — Comme dans les expériences décrites dans la figure 14, un fil de fer est fixé en haut d'un cadre et inséré dans les parois d'un rayon normal vu de face (A) et de profil (B). Les parois des alvéoles sont rognées et transformées (C) et (D).

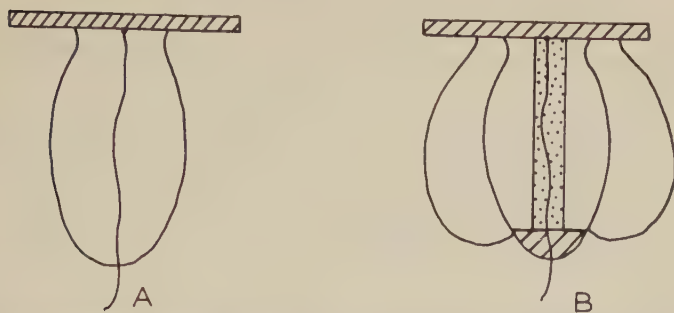


FIG. 20. — Une ficelle est fixée au sommet d'un cadre et libre à la surface d'un rayon (A). La partie pointillée de la figure (B) représente les cellules partiellement détruites; la zone hachurée, les alvéoles totalement déchiquées.

métamorphoses au rayon sur lequel elle est appliquée. D'une façon générale, on peut dire qu'elle interrompt la construction autour d'elle et qu'elle provoque de grandes destructions des parois sur plusieurs centimètres. Sa section par les abeilles au bout de quelques jours leur permet de reprendre leur travail. Il est d'ailleurs commun de voir des cadavres d'abeilles, aux mandibules et aux pattes antérieures attachées à l'obstacle (fig. 20).

Au lieu de couper la ficelle précédente au sommet du rayon, il est facile de la remonter sur l'autre face et de fixer son extrémité dans le bois du haut du cadre : elle forme ainsi une boucle qui entoure les pôles de l'édifice (fig. 21). Comme d'habitude, les insectes détruisent une partie des cloisons autour de la ficelle. Cependant, de nouvelles bâtisses s'étendent tout autour du rayon ;

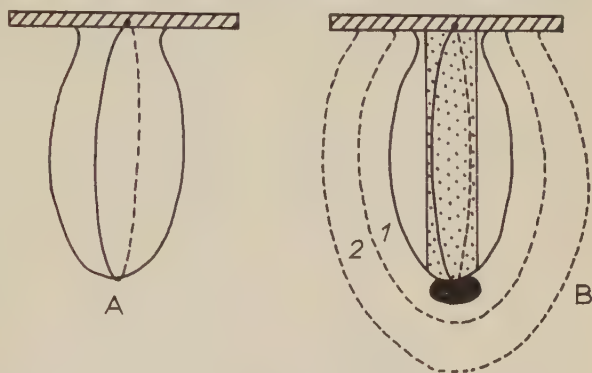


FIG. 21.



FIG. 22.

FIG. 21. — Un morceau de ficelle entoure les pôles d'un rayon de cire (A). La figure (B) nous montre les détails des transformations du rayon à la suite de la pose de l'obstacle. La zone noire représente un orifice; la partie pointillée, les alvéoles rognés; les petits traits, les étapes du développement latéral du rayon.

FIG. 22. — Une ficelle entoure la zone centrale d'un rayon (A) qui est ensuite partiellement détruit par les abeilles (B), parties hachurées.

un trou de 2,2 cm est ménagé près du sommet pour laisser passer la ficelle. Cette dernière est enfin éliminée ; l'orifice est bouché et le rayon prend sa forme normale.

On peut ainsi cerner le milieu du rayon par un anneau de ficelle (fig. 22). Le rayon est rogné et coupé en deux à la hauteur de l'obstacle. Enfin, le matériel peut donner la possibilité d'entourer un rayon de plusieurs anneaux, réunis entre eux (fig. 23). Ils induisent aussi une destruction dans leurs limites, et de nouvelles bâtisses se développent au sommet. Je n'ai pas vu la fin de cette expérience.

Traversons de part en part sur une même ligne horizontale un rayon au moyen de tiges de bois de la grosseur d'une allumette. Ces dernières sont à

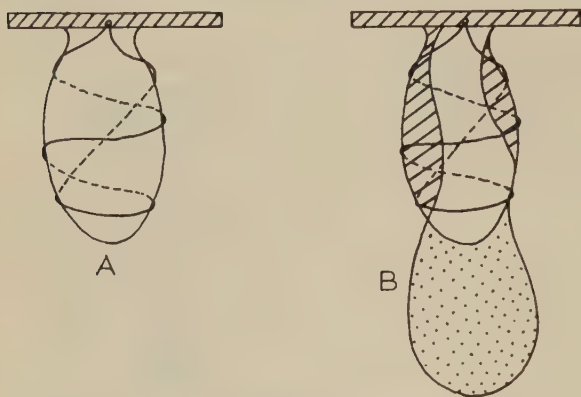


FIG. 23. — Une ficelle ceinture par deux fois le rayon (A). Les hachures du rayon (B) indiquent les parties détruites ; les pointillés, les nouvelles constructions.

peu près à 5 mm les unes des autres. Les abeilles détruisent toute la partie correspondant au sommet du rayon et éliminent ainsi les obstacles qui les gênent. Le procédé est toutefois moins radical lorsque les morceaux de bois ne sont fixés que sur une face du rayon, car elles essaient de les retirer en creusant la cire qui les entoure ; elles font d'abord disparaître les obstacles latéraux. Cependant, le rayon se développe avant

l'élimination totale des corps étrangers. Or les mêmes lois jouent toujours lorsqu'on se contente de placer seulement un ou plusieurs morceaux de bois : ceux qui traversent le rayon de part en part sont retirés, les autres amènent des tentatives d'extraction et n'empêchent pas le développement du rayon qui prend, d'ailleurs, une forme beaucoup plus allongée qu'à l'accoutumée.

Notons qu'un morceau de grillage fin (maille de 2 mm) à un endroit quelconque du rayon est toujours enlevé, malgré les grandes destructions qu'il peut exiger ; il en sera ainsi du morceau de grillage inséré perpendiculairement au rayon dans la position horizontale ou verticale et dépassant de 5 mm le plan des orifices des cellules, du grillage de 2 cm de largeur appliqué sur les cellules, etc.

D'ailleurs plusieurs obstacles, se rapprochant de la forme du treillis, possèdent les mêmes propriétés sur le comportement constructeur des abeilles. Encastrons, par exemple, de fines baguettes de bois entrecroisées sur une face des bâtisses de cires de façon à laisser émerger régulièrement une cellule, ou bien verticalement de fines plaquettes de bois de 25 mm de

long à 8 mm les unes des autres et à quelques millimètres au-dessus du plan des ouvertures des cellules. Dans tous les cas, une grande partie ou la totalité des cellules de la face intéressée est éliminée avec les obstacles.

A ce point de notre étude, il faut signaler un phénomène extrêmement intéressant qui s'est manifesté quelquefois lorsque les insectes ne sont pas arrivés à extraire au milieu du rayon un morceau d'allumette ou une épingle, traversant de part en part les faces opposées du rayon. L'obstacle ne peut, en effet, rester ainsi dans sa position initiale au milieu de la cellule, car, à chaque fois, les insectes retoucheurs des alvéoles se trouvent en présence d'une gêne continuelle. Or on sait maintenant que les cellules sont très souvent visitées au cours du temps. Comment résoudre ce problème complexe ? Que les abeilles le placent dans une position ou dans une autre, il empêchera toujours l'accès d'une cellule sur une face ou sur une autre du rayon. Elles vont cependant donner au problème une solution élégante, en penchant l'aiguille ou le morceau de bois et en remaniant les parois et les fonds des cellules sur les deux faces *pour incruster l'obstacle, des deux côtés, dans des parois de cire*. Désormais, il fait corps avec l'ensemble de l'édifice et n'empêche l'entrée d'aucune cellule. Certes, ces dernières n'ont plus tout à fait leur aspect normal, mais elles ne sont pas loin de réaliser la forme naturelle.

L'étude de l'instinct bâtisseur chez *Apis mellifica* nous réserve de très grandes surprises, non seulement par son « degré d'évolution », mais encore par les solutions étonnantes apportées aux problèmes complexes qui lui sont présentés et les régulations nombreuses dont il est susceptible. Les destructions des parois des cellules pour rétablir un alvéole conforme à son fond, les cellules intermédiaires et les cellules de colmatage pour se tirer des situations complexes, voilà quelques-unes des régulations qui permettent aux abeilles de surmonter les embarras sans cesse renouvelés de leur existence ; les réactions des insectes devant les obstacles : la manière aisée avec laquelle ils les extraient ou la manière radicale, genre d'autotomie, avec laquelle ils éliminent, avec une partie des rayons, les obstacles inclinés et insérés dans de nouvelles parois pour permettre l'accès des cellules aux retoucheuses, voilà qui laisse rêveur sur leur facilité d'adaptation aux difficultés que posent leurs constructions ; les réactions étonnantes des abeilles devant une ficelle ou un fil de fer appliqué sur une face de leurs édifices, voilà de nouveaux problèmes posés, cette fois, à la sagacité du chercheur, qui peut les retrouver chez la fourmi (*Formica rufa*) éliminant des morceaux de papier ou des morceaux de bois du dôme de son nid (*Chauvin*), chez l'araignée (*Nephila madagascariensis*) extirpant un fil à coudre posé sur sa toile (*Lecomte*).

Résumé.

On étudie ici les régulations nombreuses survenant autour des cellules d'un rayon de cire d'*Apis mellifica*, lorsqu'une destruction partielle ou totale y a été pratiquée, lorsqu'un obstacle quelconque y est inséré.

1° On note que les irrégularités des cellules sont généralement éliminées d'une façon rapide par les nombreuses abeilles qui visitent sans cesse les cellules : les insectes sont capables de percevoir rapidement les faibles variations de l'épaisseur et de la rugosité des cloisons.

2° Les abeilles bouchent facilement les orifices, même importants, percés dans les fonds ou dans les parois des alvéoles et se servent pour cela de cire vierge et de cire récupérée sur les rayons (cf. aussi MEYER). Les reconstructions se divisent toujours en deux temps : *a*) apport des matériaux informes sur les parties détruites ; *b*) sculpture de l'ensemble par raclage des mandibules.

3° Les cellules écrasées sont réparées beaucoup moins vite. Les abeilles détruisent d'abord les parois anormales, puis les reconstruisent. Cependant, lorsque l'écrasement a été très important, les rayons, établis sur les fonds des cellules d'ouvrières, présentent de nombreuses cellules de colmatage, et les rayons, rebâtis sur les fonds des cellules de mâles, ne sont composés que de cellules d'ouvrières superposées sur deux étages et sur chaque face. Il semble bien que les abeilles utilisent de préférence de petites cellules pour le colmatage.

4° On remplace ensuite les parois des alvéoles d'une face d'un rayon, composé de cellules d'ouvrières, par d'autres du sexe opposé et, inversement, on oppose, sans les alterner, les prismes sans fond des cellules des faces d'un même rayon... Toutes ces expériences nous montrent l'importance des fonds des cellules dans la construction des alvéoles et, par suite, la subtilité de la perception des formes par les abeilles.

5° Les abeilles éliminent généralement tous les obstacles qu'elles rencontrent sur les faces de leurs rayons. Lorsque ce processus est impossible, elles arrêtent souvent les constructions au voisinage du corps étranger. Quelques réponses étonnantes sont signalées : en particulier, le déplacement et l'insertion dans les parois d'une petite aiguille ou d'une petite baguette de bois, traversant les bâtisses de part en part, de telle sorte que toutes les voisines de l'obstacle soient accessibles.

Summary.

A number of social regulations happen in the bee cells when they are slightly or severely injured; also when an obstacle disturbing the construction or the entry in the cells has been inserted into. The obstacle is quickly removed, if possible; otherwise, it is discarded by rebuilding the cells in another way (inclusion of the obstacle into the new cell walls).

The bees are able to perceive readily the small irregularities in the cell walls and also the differences in thickness.

They close easily small and big holes into the cell walls and replace easily the cell bottom when the experimenter has put it away. The holes are closed with small wax pieces scrapped from the combs or with newly secreted wax.

Crushed cells are repaired with much difficulty and rather irregularly; with a number of new, small and abnormal cells.

Very important is the cell bottom as determining the whole cell construction. The construction is greatly disturbed if one face of a worker comb without its own bottom is stuck on a "male bottom" separated from its own cells, or vice versa; or if one face of a worker comb, without its bottom, is stuck on another, similarly treated, worker comb, with each cell opening facing another cell opening (disturbing the usual pattern: one cell facing three others on the other side of the comb).

BIBLIOGRAPHIE

1954. DARCHEN (R.). — Quelques régulations sociales dans la construction chez les abeilles (*Insectes sociaux*, **1**, **3**, 219-228).
1957. DARCHEN (R.), VIZIER (C.) et VUILLAUME (M.). — Sur le déterminisme de la construction des cellules de mâles chez les abeilles (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **14**, **1**, 391-394).
1952. LINDAUER (M.). — Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat (*Z. Vergl. Phys.*, **34**, 299-345).
1951. MEYER (W.). — Ueber die Bauerbeiten an den Brut und Honigzellen im Bienen Volk (*Apis mellifica* L.) (*Thèse de Doctorat, Berlin*).
1957. VUILLAUME (M.). — Contribution à la psychophysiologie de l'élevage des reines chez les abeilles (*Insectes sociaux*, **4**, **2**, 113-156).
1956. VUILLAUME (M.). — La forme des cellules royales chez les abeilles (*Insectes sociaux*, **4**, **4**, 385-390).
-

COMPARAISON DES DIVERS TYPES D'ADULTOÏDES CHEZ *LOCUSTA MIGRATORIA* L.

par

L. JOLY

(Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Strasbourg.)

Chez les Insectes, on désigne par le terme d'adultoïdes des individus présentant des caractères intermédiaires entre ceux de la larve et ceux de l'imago. Chez les pauro-métaboles, où l'état imaginal se caractérise essentiellement par l'existence d'ailes fonctionnelles, les adultoïdes sont avant tout des animaux à ailes plus courtes que celles des imagos normaux, mais pourtant plus grandes que les ptérothèques des larves âgées.

Cette définition de l'adultoïde a amené à confondre sous un même terme tous les individus anormaux que l'on peut obtenir expérimentalement par des interventions sur les *Corpora allata* provoquant un trouble de la métamorphose. Mais, en réalité, ces animaux sont de deux types bien différents. L'un de ces types s'obtient en empêchant la métamorphose par un excès d'hormone des *C. allata*, ce sont les véritables adultoïdes, l'autre s'obtient au contraire en provoquant une métamorphose anticipée par un défaut de cette hormone, et l'on peut le désigner par le terme d'imagos prématurés.

I. — Adultoïdes vrais.

Normalement, à la fin de la vie larvaire, les *C. allata* deviennent inactifs, ce qui permet la métamorphose. Si, pendant cette période ou un peu avant, on implante des *C. allata* actifs, on obtient un arrêt de la métamorphose d'autant plus précoce que l'implantation a elle-même été plus précoce. Il est ainsi possible d'obtenir toute une gamme d'individus constituant une série morphologique continue allant depuis la larve adulte jusqu'à l'imago normal, mais qui tous sont des stades VI et, par conséquent, ayant en valeur absolue la taille d'un imago.

Du point de vue de la croissance relative, il est intéressant d'étudier le graphique d'allométrie représentant $L_g A$ (A = longueur de l'aile) en fonction de $L_g F$ (F = longueur du troisième fémur, qui est proportionnelle à la longueur totale de l'animal) (fig. 1).

On sait que, dans le développement normal, le graphique présente une légère discontinuité au moment de la quatrième mue et une beaucoup plus importante lors de la cinquième, discontinuité qui traduit la métamorphose des organes du vol.

Chaque stade est composé d'individus de taille un peu inégale se répartissant entre un maximum et un minimum caractéristiques du stade en

question, mais, comme dans la généralité des croissances, la longueur de l'aile est liée à celle du fémur par une loi stricte, de sorte que les points expérimentaux se groupent le long d'un segment de droite. Les positions de ces segments de droites ont été déterminées pour chaque stade en calculant la régression de $\text{Lg } A$ sur $\text{Lg } F$ pour des lots de 50 individus prélevés dans un élevage particulièrement homogène. On aboutit ainsi au graphique de la figure 1.

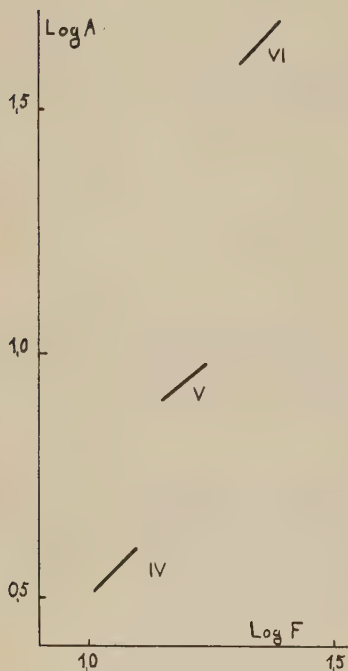


FIG. 1. — Croissance de l'aile rapportée à celle du fémur chez *Locusta migratoria*. Seuls les stades IV, V et adulte ont été représentés.

points figuratifs : la croissance des fémurs n'est pas sensiblement perturbée par l'intervention, leurs longueurs se répartissent à peu près comme celles de fémurs normaux, créant une dispersion horizontale. Mais, par ailleurs, la longueur des ailes n'est plus déterminée uniquement par la taille de l'animal (donc par celle du fémur), mais aussi par la précocité plus ou moins grande de l'inhibition de la métamorphose par les *C. allata* implantés, ce dernier facteur, indépendant de la taille, crée une importante dispersion verticale des points expérimentaux (fig. 3).

Enfin il faut remarquer que l'imago se distingue également de la larve par sa pigmentation : la larve a la face dorsale noire et les flancs ainsi que la face ventrale de teinte orange piquetée de brun ; l'imago est beige, marqué de taches brunes, principalement sur la face dorsale.

Si l'on étudie la valeur de $\text{Lg } A$ par rapport à $\text{Lg } F$ sur une population d'individus ayant subi une implantation de *C. allata* (fig. 2) au stade V, on constate que les points figuratifs n'ont aucune tendance à se grouper autour d'un segment de droite, mais se répartissent sur toute la surface d'un parallélogramme situé sous la droite figurative des imagos normaux. Cette répartition s'explique aisément si l'on considère qu'il existe dans cette population deux facteurs de dispersion des

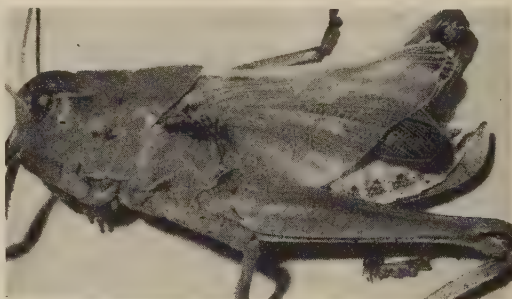


FIG. 2. — Adultoïde obtenu par une implantation de *Corpora allata* faite le jour de la 4^e mue.

La limite inférieure du parallélogramme représente la régression de $Lg A$ sur $Lg F$ pour les animaux chez qui la métamorphose a été inhibée aussi précocement et aussi complètement que possible. Si l'on admet que cette suppression de la métamorphose est totale, cette droite représente un sixième stade larvaire. De fait, la discontinuité entre cette droite et celle relative au stade V est identique à celle existant entre le stade IV et le stade V. C'est donc véritablement un développement larvaire extrapolé.

Du point de vue de la pigmentation, tous les adultoïdes ainsi obtenus sont de type strictement larvaire, ce qui complète l'identité des adultoïdes à ailes très courtes avec un sixième stade larvaire que l'on peut aussi appeler *V bis*.

II. — *Imagos prématurés.*

Si l'on fait l'ablation des *C. allata* au début du stade IV, la quatrième mue se produisant en l'absence d'hormone juvénile doit être une mue de métamorphose (fig. 4).

On constate que les animaux obtenus ont bien une pigmentation d'adulte, leurs ailes ont la texture des ailes d'adultes (alors

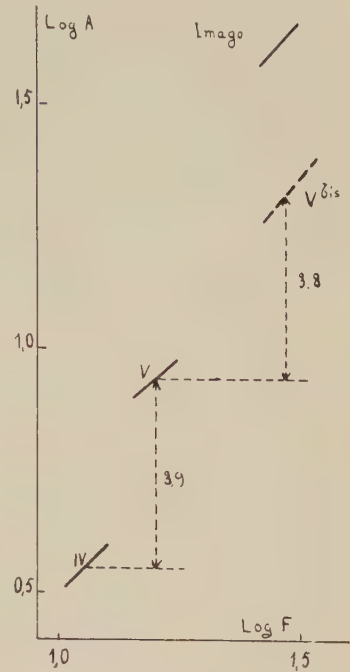


FIG. 3. — Croissance de l'aile rapportée à celle du fémur. Le segment en tirets *V bis* représente l'axe autour duquel se groupent les points figuratifs des individus à métamorphose totalement inhibée; les points figuratifs relatifs aux individus adultoïdes à métamorphose moins complètement inhibée se situent entre le segment *V bis* et le segment « Imago ».



FIG. 4. — Stade V adulte provenant d'un stade IV privé de ses *Corpora allata*.

que celles des adultoïdes vrais ont une structure de ptérothèques ou une structure intermédiaire entre celles des ptérothèques larvaires et celles des ailes imaginales), mais sont notablement plus courtes que celles des imagos normaux.

Si l'on étudie pour une population de stades V issus de IV privés de *C. allata* la valeur de $Lg A$ en fonction de $Lg F$, on

constate que les points figuratifs se groupent très nettement autour d'un segment de droite (fig. 5). Si l'on calcule la régression de Lg A sur Lg F , on trouve un segment de droite se situant exactement au-dessus de celui représentant le stade V, ce qui est normal puisque l'intervention pratiquée ne trouble pas la croissance du fémur. D'autre part, on constate que le décalage vertical de la droite V' par rapport à la droite IV est rigoureusement égal au décalage de VI par rapport à V, ce qui signifie que la métamorphose provoquée par ablation des *C. allata* au stade IV a rigoureusement la même amplitude que la métamorphose normale.

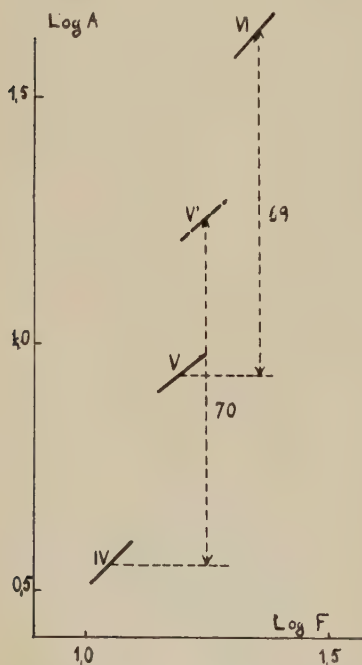


FIG. 5. — Croissance de l'aile rapportée à celle du fémur. V' , stades V adultes obtenus par ablation des *Corpora allata* au stade IV.

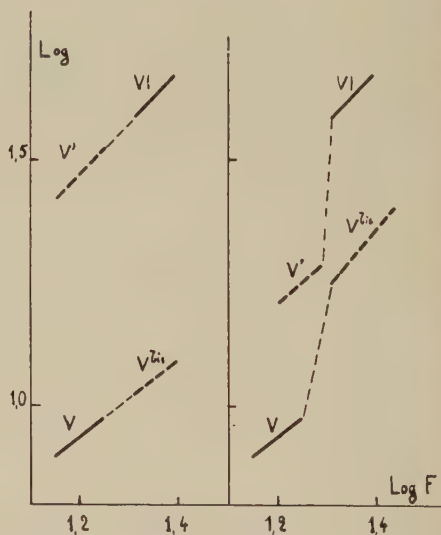


FIG. 6. — Croissance de l'aile rapportée à celle du fémur. A gauche, schéma auquel il semblait logique de s'attendre; à droite, les faits tels que l'expérience les montre.

Autrement dit, si les imagos ont des ailes relativement beaucoup plus courtes que celles des imagos normaux, c'est uniquement parce que leur croissance imaginale s'est effectuée à partir de ptérothèques de stade IV, relativement beaucoup plus courtes que les ptérothèques de stade V à partir desquelles s'effectue normalement la croissance imaginale.

Il peut paraître surprenant que les points figuratifs de la croissance de l'aile rapportée à celle du fémur se groupent sur un segment de droite dans le cas des adultes prématurés, comme dans celui du développement normal, et pas du tout dans le cas des adultoïdes vrais. Cela tient à ce que les interventions pratiquées pour obtenir ces deux catégories d'individus ne sont pas vraiment symétriques. Dans le cas des adultoïdes, il s'agit de l'implantation d'un organe endocrine qui sécrète la substance *in situ*; on

conçoit que son activité, dont dépend le résultat de l'intervention, puisse être plus ou moins perturbée par le traumatisme de la transplantation. De fait, on constate bien que plus l'implantation est précoce plus, en moyenne, l'inhibition de la métamorphose est complète, mais néanmoins, pour des implantations faites rigoureusement dans les mêmes conditions, le degré d'inhibition de la métamorphose présente un très large éventail. Au contraire, les adultes prématurés sont obtenus à la suite d'une ablation qui, elle, a toujours un effet identique : suppression immédiate et totale de la production de l'hormone juvénile. L'intervention symétrique de l'ablation serait non une greffe mais une injection d'hormone, ce qui est impossible dans l'état actuel de la technique.

Conclusion : on aurait pu s'attendre à ce que les adultoïdes (stades V bis) se groupent sur la même droite que les stades V normaux et les adultes prématurés (V') sur celle des imagos (fig. 6). On voit qu'il n'en est rien et que cela tient à ce que la croissance des organes du vol à la fin du développement larvaire de *Locusta migratoria* n'est pas représentée par une droite d'allométrie unique, mais présente une discontinuité à chacune des dernières mues, de sorte que les adultoïdes ne sont pas des stades V géants mais un stade supplémentaire ajouté au développement normal, et les imagos prématurés ne sont pas des adultes nains mais des adultes privés d'une partie de leur évolution larvaire.

BIBLIOGRAPHIE.

1949. JOLY (P.). — Le système endocrine rétro-cérébral et son fonctionnement chez les Acridiens migrants (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, **11^e sér.**, 256-262). — 1951. Déterminisme endocrine de la pigmentation chez *Locusta migratoria* L. (*C. R. Soc. Biol.*, **145**, 1362-1364). — 1952. Déterminisme de la pigmentation chez *Acerida turrita* L. (*C. R. Acad. Sc.*, **235**, 1054-1056). — 1952. Production d'adultoïdes chez *Locusta migratoria* L. (*C. R. Acad. Sc.*, **235**, 1555-1557). — 1954. Étude de la croissance alaire chez *Locusta migratoria* L. (*C. R. Soc. Biol.*, **148**, 87-96).
1954. JOLY (L.). — Résultats d'implantations systématiques de *Corpora allata* à de jeunes larves de *Locusta migratoria* L. (*C. R. Soc. Biol.*, **148**, 579-583).
1954. JOLY (P.), JOLY (L.). — Résultats de greffes de *Corpora allata* chez *Locusta migratoria* L. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, **15**, 331-345).
1954. STRICH-HALBWACHS (M.). — Étude de la glande ventrale chez *Locusta migratoria* L. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, **16**). — 1954. Rôle de la glande ventrale chez *Locusta migratoria* L. (*C. R. Soc. Biol.*, **148**, 2087-2091).
1955. JOLY (P.). Croissance et indices de grégarisation chez *Locusta migratoria* (*Insectes sociaux*, **3**, n° 1, 17).
1955. JOLY (L.). Analyse du fonctionnement des *Corpora allata* chez *Locusta migratoria* L. (*C. R. Soc. Biol.*, **149**, 584-587).
1955. JOLY (P.), JOLY (L.), HALBWACHS (M.). — Contrôle humoral du développement chez *Locusta migratoria* L. (*A. Sc. Nat., Zool.*, **11^e sér.**, 257-261).
1956. STRICH-HALBWACHS (M.), JOLY (L.), JOLY (P.). — Résultats d'implantations de glandes ventrales à *Locusta migratoria* L. (*J. Insect. Physiol.*, **1**, 143-149).

1957. JOLY (L.). — Rapports entre l'hormone juvénile et l'hormone chromatotrope chez *Locusta migratoria* L. (Congrès de l'U.I.E.I.S., Paris).
1957. JOLY (P.), JOLY (L.). — La métamorphose chez les Acridiens (Congrès de l'A.F.A.S., Périgueux).
1957. STRICH-HALBWACHS (M.). — Action de la glande ventrale sur le développement ovarien de *Locusta migratoria* L. (*J. Insect. Physiol.*, **1**, 346-351).
-

OBSERVATIONS ON THE BEHAVIOR OF BRASILIAN HALICTID BEES. V, *CHLORALICTUS* ⁽¹⁾

by

Charles D. MICHENER ⁽²⁾ and Rudolf B. LANGE ⁽³⁾

The purpose of this paper is to make known observations on the nesting behavior of certain species of *Chloralictus*. This group, consisting of small greenish black bees, is usually regarded as a subgenus of *Lasioglossum*. The name *Chloralictus* is here used as though it were a genus, since this is the practice of Moure who described the species which we studied, but a generic revision of the Halictinae will be necessary to settle this and similar problems. In any event it is a group of monotonously similar bees when only morphology and appearance are considered. In social evolution, however, various levels can be recognized from solitary to nearly as social as *Bombus*. *Chloralictus* is only one of the groups among the Halictinae in which societies have arisen.

Our observations were made over more than a year (July, 1955 to August, 1956), and data were gathered at various localities on the southern Brazilian plateau in the state of Paraná.

A. — *CHLORALICTUS OPACUS* (MOURE)

1^o.—**Habitat:** This species was found and studied in gardens and yards in the city of Curitiba, Paraná. The specimens recorded below as caught on flowers were from the grounds of the Escola de Farmacia of the Universidade de Paraná, while the nests were found in the back yard of one of us (R.B.L.) where they were scattered in flat, bare ground.

(1) References to the other parts of this series appear in the bibliography.

For performing necessary statistical analyses, we wish to acknowledge Mr. Alvin F. Shinn and Dr. Robert R. Sokal of the University of Kansas. The preparation of this paper and the figures accompanying it was facilitated by a grant from the National Science Foundation. Thanks are due to Father J. S. Moure for identification of the bees concerned.

(2) Department of Entomology, University of Kansas, Lawrence, Kansas, U. S. A. Field work for this author's part in the study was possible thanks to a John Simon Guggenheim Memorial Foundation Fellowship and aid kindly made available by the Campanha Nacional de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Rio de Janeiro; the Conselho Nacional de Pesquisas, Rio de Janeiro; and the Rockefeller Foundation, New York. In particular, thanks are due to Father J. S. Moure for the use of facilities of the Seção de Zoologia, Faculdade de Filosofia, Universidade do Paraná, Curitiba, Paraná, Brasil.

(3) Instituto de Historia Natural and Faculdade Catolica de Filosofia, Curitiba, Paraná, Brasil.

2°.—**Seasonal history:** On the occasional warm days that occur during the midwinter (July), females of his species were seen on various flowers, especially *Taraxacum*. One or two were seen with pollen loads on their legs. In August, both sexes were seen on various composites, and some of the females collected pollen. From September to May both sexes occurred on the flowers. There were variations in abundance, but as we know nothing of the details of the life cycle, these could not be explained. Often males were seen in large numbers about a foot above the ground flying rapidly through weedy vegetation. Females could be seen gathering pollen at almost any time.

On May 10, the morning after a frost of -2°C , males were still active, and some males were seen until about June 1, when they disappeared altogether. However, several females were captured on flowers during June, but none was collecting pollen.

Only eight females were dissected during May and June. Several of these showed well worn to very much worn mandibles, indicating that they had made nests, and had elongate ovaries, indicating that they had laid eggs, but all had slender ovaries showing that they were not in egg laying condition during late fall and winter. Unworn individuals that appeared never to have nested or laid eggs were also present among the bees collected in winter, as were various females with slightly worn mandibles. From these data it would appear that females of all ages survive the winter and presumably continue their nesting activities in spring. It is therefore not surprising that females of all ages can be found at other seasons of the year as well.

3°.—**Nest structure :** Only five nests of this species were found and excavated. They were approximately vertical, sparsely branching burrows 20 to 36 cm. deep (figure 1). The diameter of the burrow was 3 mm, narrowed to 1.5 mm at the entrance by addition of earth to the walls of the burrow at that point. Scattered along the burrows were a very few cells. Perhaps the small number of cells indicates that the nests which we found were immature or abnormal, or possibly each bee makes more than one nest. The last idea is supported by one burrow without cells inhabited by a badly worn female whose ovaries were swollen but yellowish, with no well formed large oocytes. She must have constructed this burrow when already senile.

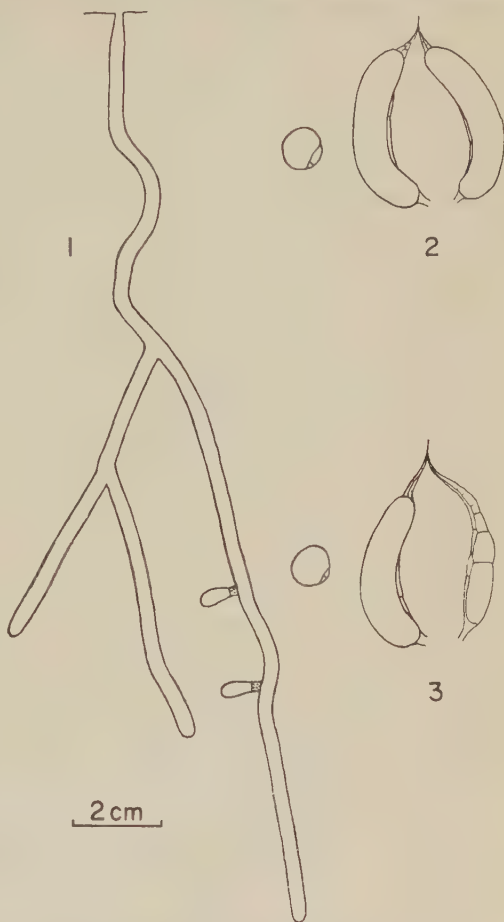
4°.—**Social behavior:** Four of the five nests excavated contained but one female each. The fifth nest contained two females but as one was unworn and unfertilized, it was probably a young bee that had emerged in the nest. There is no evidence that this species nests in aggregations or that more than one individual is involved in construction of a nest.

Among 61 females collected on flowers from January to April, all were mated, as shown by the presence of spermatozoa in the spermathecae. All individuals with worn mandibles also had swollen ovaries and were

apparently egg layers; conversely, all individuals with slender ovaries were not or but little worn.

From these data it seems clear that all females normally mate and that each one constructs a nest, provisions cells, and lays eggs in them. Thus as far as we know this is a solitary bee.

Examination of the ovaries shows that there are never more than two large (over .8 mm long) oocytes present at the same time, one in each ovary (fig. 2). Usually the ovaries of a bee in egg-laying condition have only one large oocyte (fig. 3). The largest oocyte found in a dissected female was 1.2 mm long. Probably the two ovaries alternate in producing eggs. It seems clear that evolution from this presumably primitive, non-social *Chloralictus* to the castes found in other species involves a reduction of fecundity as found in workers and an increase in fecundity as in queens. Among the species of *Chloralictus* which have been studied, *C. stultus* (Cresson) from the United States has the maximum differentiation of the ovaries of workers and queens while *C. rhytidophorus* Moure, discussed below, exhibits an intermediate condition.



1. Diagram of nest of *Chloralictus opacus*.
2. and 3. Ovaries of *Chloralictus opacus*. Figure 3 is the commoner type, with only one large oocyte at a time. The sectional views show two small ovarioles and one large one.

B. — *CHLORALICTUS RHYTIDOPHORUS* MOURE

1.—Habitat.

This species, which nests in vertical banks, was studied principally in the Barigui roadside banks near Curitiba, Paraná (see Michener, Lange, Bigarella, and Salamuni, 1958). However, observations of nests in

banks were also made near Guarapuava, Campo Largo, and São José dos Pinhais, all on the southern Brazilian plateau in the state of Paraná.

2.—Seasonal history.

This bee was first observed by us in early spring, on September 8, 1955. Only two nests were found at that time. One was a simple burrow, without cells, and apparently freshly made. The other contained eight old cells from the previous year and one new one, already closed and containing a pollen ball and egg. It is therefore clear that spring activity starts somewhat earlier, probably in the last of August. On September 16 we found two simple burrows, apparently nests under construction for each contained a single female bee and had fresh dirt at the entrance. In addition five nests containing cells were found. Among these were six larvae, all small, as well as eggs, cells being provisioned, and fresh but empty cells. The first pupa was found on October 23, but on that date what appeared to be a young adult, already out of its cell, was also found. Pupae could easily have appeared earlier as we dug only one nest earlier in October.

From October through April, all stages in the life cycle can be found at any time, with no evidence of recognizably separated broods. The last eggs and larvae seen were found on May 13, 1956. The next time that nests were opened, on June 1, the only immature stages were pupae, most of them already black and nearly ready to emerge, although one was white except for the dark eyes. From these data it is not possible to judge the durations of the various immature stages, but their relative durations can be judged from the frequency with which the various stages were found. Among 77 nests excavated during the months of October through April, 41 empty and apparently new cells were found (from roughed out to completed and wax lined), 38 cells which were partially provisioned (including a few with the pollen ball complete but no egg), 77 with eggs, 203 with larvae, 172 with pupae, and 16 with adults not yet emerged. Since there is little evidence of mortality during the immature stages, and since all the cells of the nests included in this census were presumably found, we can judge that the duration of the egg to larva to pupa is approximately as 3:8:7. The same sort of reasoning will not necessarily apply to length of time that cells remain empty, because some may be abandoned in this condition. The length of time required for provisioning must be highly variable because of the frequent periods of cold and rainy weather on the southern Brazilian plateau, but on the average, counting cells whose provisioning is delayed by bad weather, the time required seems to be about half the duration of the egg stage. The relatively short egg stage is in contrast to that of *Augochloropsis sparsilis* (Vachal) [Michener and Lange, 1958d].

C. rhytidophorus passes the winter as adult females in the nests of the

previous year. At least some of the nest entrances remain open during the winter. Thus two nests that had been observed during the fall of 1956 were observed on four different dates during the following winter (June 28, July 29, August 8, and August 10). Both nests were open on each of these days, and a bee was seen at the entrance of one on June 28 and at the entrance of both on August 10. It seems likely that the females fly occasionally on warm winter days, as do those of *C. opacus*. In all overwintering nests opened the cells were filled with earth and the bees were in the burrows.

The overwintering females are probably all or nearly all fertilized. The eight females whose spermathecae were examined in spring before appearance of young adults (collected September 16 and October 16) were all fertilized. Of 18 females captured the following autumn (June 1), only 5 were unfertilized, and these were all young bees that might well have been fertilized later, for adult and pupal males were still present. Males do not pass the winter. They must die in the open, for no dead males were found in the nests. In the spring, no males whatever were seen until late October, when the first new adults were appearing. Throughout the season when new adults are being produced (late October until early June), both sexes appear. The proportions of the sexes that are produced at various seasons are discussed under "Social Behavior", below.

Without doubt new nests are often started in the spring. During September we opened several burrows, sometimes very shallow, that contained only a single excavating bee and as yet no cells. Others already had one, two, or three cells. Such nests were presumably made by females that had overwintered in their parental nests, which they had left in the spring to establish new nests. We never found more than one bee in such a new nest. Other nests which we opened in September contained old, earth filled cells clearly made the previous year. Such nests contained from one to three females. Apparently not all the bees leave their parental nests to start new ones.

Probably new nests are sometimes established at any time from September at least until April. The evidence for this is that we opened occasional nests throughout this period containing single females that were not badly worn, and with them only a few cells with eggs or young and no remains of old cells. This evidence alone is not decisive, for we know that in some halictids (e.g., *Augochloropsis sparsilis*, see Michener and Lange, 1958d) some females may make burrows in the spring and then develop their nests exceedingly slowly. However, in *C. rhytidophorus* there exists other evidence of construction of nests during the season. In a small area (about 30 cm. \times 40 cm.) on a bank where we made repeated observations of several nests, we observed what appeared to be a new nest on January 5, nearly in midsummer. Another was started on November 11 but was abandoned after a burrow two or three centimeters deep had been dug.

The usual period of survival of a nest is not known. We often noticed

that active nests, after a time, became inactive, were closed by rain, and on excavation later were found to be empty. One group of nine nests was watched in detail from September, 1955, until August, 1956. A new nest established about January 5, 1956, increased the number to ten. Of these ten, seven including the new one became inactive and disappeared for apparently natural, but unknown, causes at various times during the summer. One of the remaining ones was excavated in June; the other two passed the winter and contained one or more bees when last observed in August. These nests were thus a year old, and might well have survived another year or more, although apparently the chances are against such long survival.

The presence of loose earth that has fallen down the bank from the nest entrance is evidence of excavation in the nest and its frequency gives some idea of the seasonal activity of the bees. The nests mentioned above were observed 44 times, or on the average once every 5.8 days, from September 16, 1955 until May 31, 1956. On each visit, loose dirt below the nest openings was recorded and blown away, if present. Considering the three nests which survived through the period of observation, loose dirt was found, out of the 44 visits, 23 times under one, 20 times under another, and 14 times under the third. Other nests showed equally frequent work during the times that they were active. Except that the loose dirt was found less frequently in May, its occurrence was distributed through the months of September to May. Loose earth was last seen under a nest on May 28; the previous visit had been on May 24, so that some excavation must have been done between those dates. During June, July, and August no loose dirt was observed beneath nests. This particular group of nests was sufficiently protected by an overhanging bank that most rains did not wash the loose earth away.

As will be explained under "Social Behavior" below, a rather numerous class of unfertilized females or workers, on the average smaller than the egg layers or queens, exists from the latter part of October until fall.

3.—Nest structure and growth.

Each nest consists of a burrow entering the bank horizontally or sloping downward. Usually the burrow as a whole slants downward at an angle of about 45 degrees. The burrows often curve somewhat irregularly, and are often simple but may have from one to three branches (see figures 8 to 16). Measurements of diameters of burrows range from 4 to 6.5 mm. (mean of 14 nests, 5.0 mm.). At the entrance, the diameter is narrowed. Measurements of entrances show diameters from 1.75 to 2.5 mm. (mean of 10 nests, 2.1 mm.). Usually the diameter of the entrance is such that the head of a guard effectively plugs it. Even burrows under construction only a centimeter or two deep have the entrances narrowed. If the outer centimeter or so of a bank containing nests is cut away, exposing burrows

of full diameter, the bees constrict the new entrances with soil to form normal looking openings in a very few days. Depths of burrows range from 3.5 to 17 cm. (mean of 22 nests, 9.7 mm.) in nests that seem established and contain several cells. There is no evidence that burrows are deeper in late summer and fall than at other seasons. This in contrast to other species of *Chloralictus* [e.g., *stultus* (Cresson), *versatus* (Robertson)], in North America and related halictines in Europe (see Noll, 1931) which excavate their burrows deeper and deeper as summer progresses, perhaps to keep their cells in reasonably humid soil. The banks in which *C. rhytidophorus* nests never become dry, however, because of frequent rains.

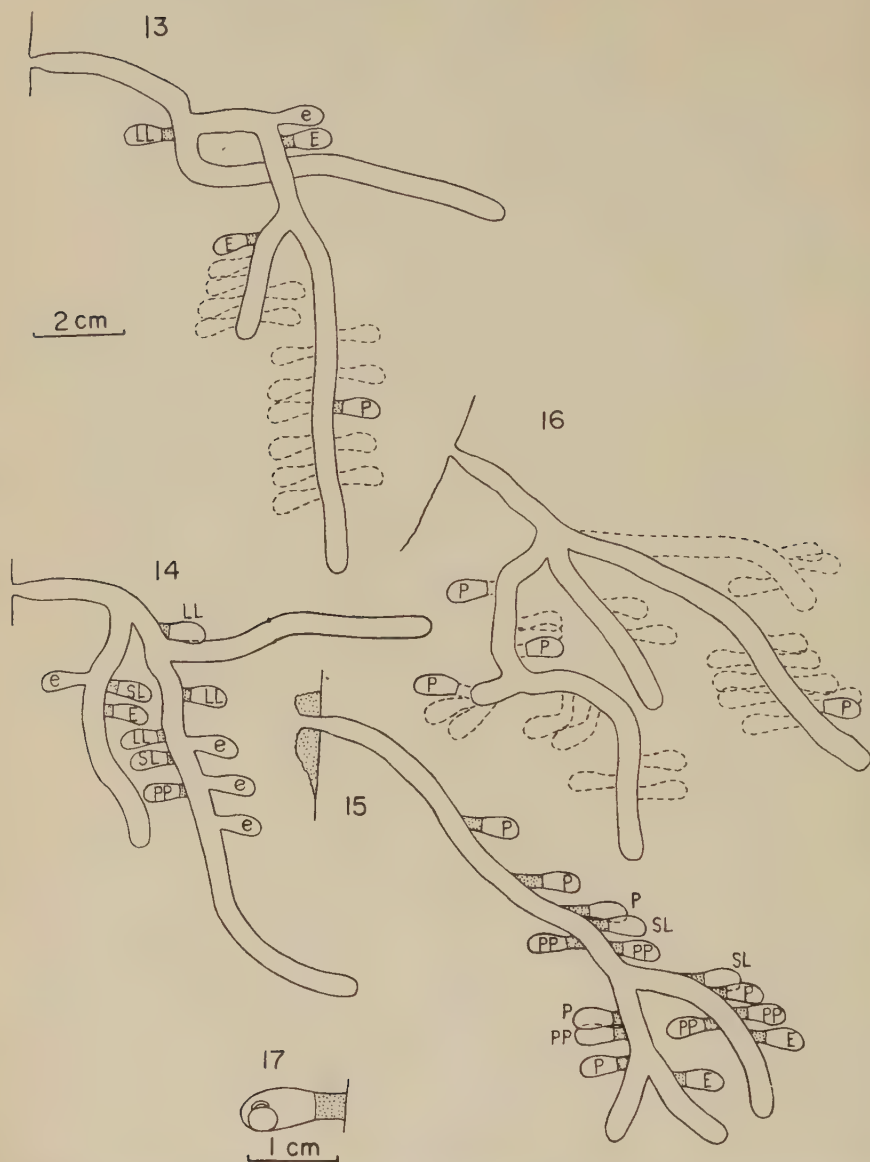
The cells slant slightly downward or are horizontal. A cell proper is 7 or 8 mm. long. The short burrows by which cells are connected to the main burrow vary considerably in length, so that the distance from the main burrow to the end of a cell varies from 7.75 to 13 mm. After a cell is provisioned and an egg laid in it, the short connecting burrows are filled with earth (fig. 4 to 17). The diameters of the connecting burrows (cell entrances) vary from 2 to 3.5 mm., while the maximum diameters of the cells range from 3.5 to 5.5 mm. The cells are lined with smooth waxlike material. Their lower surfaces are flatter than the upper, as in other halictines.

The average numbers of open or occupied cells per nest at various seasons of the year are shown in figure 18. The extremes are 1 and 29. So far as we know cells are not re-used, but soon after the emergence of a bee, the cell is usually filled with earth. Such abandoned cells are not included in the numbers of cells cited above. The greater part of the evidence that many nests occupied in the spring were in use the preceeding summer and fall is based on the presence of such old cells. New cells may be made among old ones without regard for their positions.

Because of the constantly changing number of bees in a nest, it is not usually possible to judge how many cells are made by a single female. However, the nests started by single females in the spring develop to a certain size, usually five cells, in one case six, in other cases only three or four (fig. 4 to 7). The female then stops work and remains in the nest, which becomes closed at the entrance (fig. 6 and 7). In November and the first half of December such closed nests are rather common but they were found also in January. Such nests can only be found by chance as one is excavating for other things, for there is no evidence of them at the surface. The nests are not permanently opened, probably, until the first young adults emerge from the cells. The bee that established the nest probably often continues to live and lay eggs, however. As will be discussed in the section on "Social Behavior", we know little about replacement of queens.

In spring, particularly in nests made and occupied by a single female bee, it can be seen that the upper cells are usually made first and lower ones later. The upper cell, for example, may contain a large larva, the middle ones small larvae, and the lower ones eggs (fig. 4 to 7). There are irregu-

4. to 7. Diagrams of queen nests of *Chloralictus rhytidophorus*. Each was inhabited by a single queen bee which presumably constructed the nest. Letters in or beside cells: e, empty; E, egg; SL, small larva; LL, large larva; PP, prepupa; P, pupa.
4. Side view of nest opened October 23, 1955. 5 and 6, Top views of nests opened November 13, 1955; that shown in figure 6 is closed. 7. Top view of closed nest opened December 14, 1955.
8. to 12. Diagrams of nests of *Chloralictus rhytidophorus*. Letters in or beside cells are as explained for figures 4 to 7. Cells indicated by broken lines were abandoned and filled with earth. The numbers of such cells are not accurate and they may have been present in some nests where they are not shown.
8. Top view of nest opened November 13, 1955. This nest had unusually dense cells. Adults were one queen (group A), two workers (group C) and three probable workers (group E) which were, however, not or little worn.
9. Side view of nest opened November 17, 1955. Adults were two queens (one group A, one group B) and two workers (one group C, one group E). The numerous eggs and small larvae are probably a result of the presence of two queens.
10. Top view of nest opened December 18, 1955. Adults in the nest were one queen (group B) and two workers (group E).
11. Top view of nest opened December 18, 1955. Adults were one queen (group B) and one worker (group E).
12. Side view of nest opened January 25, 1956. Adults were one queen (group B) and one worker (group E). The latter was seen entering the nest with pollen before the nest was opened. The pollen was placed in the cell marked "e".
-



13. to 16. Diagrams of nests of *Chloralictus rhytidophorus*. Letters in or beside cells are as explained for figures 4 to 7. Cells and portions of nests indicated by broken lines were abandoned and filled with earth. The numbers of such cells are not necessarily accurate and they must have been present in nests where they are not shown.

13. Side view of nest opened January 25, 1956. Adults were two queens (one group A, index of wear, 3; one group B, index of wear, 7) and eight workers (one group D, 7 group E, two of which were young and might have developed into another group later). The group D worker and one of those in group E were marked when returning to the nest with pollen loads before it was opened. This pollen was being stored in the cell marked "e". It seems likely that the old worn queen was no longer able to lay eggs; this would account for the lack of young brood. The new queen had probably just started laying eggs.

larities in this, however, so that there may be no regular age sequence. In nests containing two or more females in spring, and in any nest after the emergences of the first group of progeny, any orderly arrangement of cells disappears, so that cells containing pupae and others containing eggs or small larvae may be side by side.

Nests containing many cells have the cells crowded close together (fig. 8). They radiate in all directions from the burrows, however, so that they are not as crowded as they seem in the two dimensional diagrams.

Each cell is provisioned by means of a rather firm mass of pollen probably mixed with honey. The mass is a slightly flattened sphere placed on the floor of the cell near its distal end (fig. 17). The pollen masses range from 3.1 to 3.8 mm. in horizontal diameter (mean of 7, 3.40 mm.). In vertical diameter, the pollen masses range from 2.6 to 3.2 mm. (mean of 5, 2.84 mm.).

A curved white egg is placed on top of the food mass in each cell. The anterior end of the egg is slightly thicker than the posterior end which is toward the distal end of the cell (fig. 17). The length of the egg (measured crudely) is 1.75 or 2.0 mm., the width .5 mm., perhaps .45 mm. near the posterior end.

4.—Individual and social behavior.

a.— *Aggregations*.—Isolated nests of this species were found repeatedly and were apparently in the same condition as those in small groups at the same season. As shown by Michener, Lange, Bigarella and Salamuni (1958), however, the nests do often occur in small groups which have no detectable relation to particularly favorable environmental factors. It seems probable that the loose aggregations that we have seen result from some social phenomenon and are not entirely due to good locations. Nests in such groups are usually separated by several centimeters or even decimeters, but occasionally two nest openings are very close together.

14. Side view of nest opened January 25, 1956. Adults were one queen (group B) and five workers (group E), four of which were collecting pollen before the nest was opened. The pollen was going in the upper cell marked "e". The other cells so marked were as yet unlined and not ready to receive pollen.

15. Side view of nest opened January 25, 1956. Recent excavation is shown by the loose dirt clinging around the nest entrance. It must have been moist when the excavation was done for usually such dirt falls down the bank below the nest entrance. Adults were one queen (group A) and four workers (one group D, three group E; one of the latter young and would perhaps have developed into another group). Two workers, that in group D and one of those in group E, were marked collecting pollen a day or two before the nest was opened.

16. Side view of nest opened June 1, 1956. The nest contained four adults, all unworn bees that would presumably have become queens the following spring. They appeared to be ready to pass the winter. Note that all the cells except for a few still containing pupae had been filled with earth.

17. Diagram of side view of a cell of *Chloralictus rhytidophorus*, showing pollen mass and egg.

b.—*Nest populations*.—In spring, when the overwintered females are making nests, most of them are alone although three were found in one such nest. Old cells indicated that this, and others containing two females, were nests that had been occupied the previous summer. The average number of females per nest, in nests opened in September and October, was only 1.23. In only one such nest, among twelve in which all the females were dissected, had two of the overwintered females developed enlarged ovaries. In each of the others containing more than one overwintered female, only one was in egg laying condition.

After the latter part of October, young adult females are emerging, with the result that nest populations rise, as shown in figure 18. At any season of the year nests containing but one adult female can be found. These are sometimes newly established nests, but as is usually shown by old cells, others are nests in which females that might have been present have died, leaving a single adult survivor. Through the middle of summer there are several females in most nests. The populations decrease in early autumn, as the workers die without replacement, but if the small number of nest censuses recorded in figure 18 is significant, increase in late fall, as overwintering females are produced. The maximum populations of adult females found in single nests were ten on February 21 (largely due to workers) and eleven on May 13 (largely due to young queens).

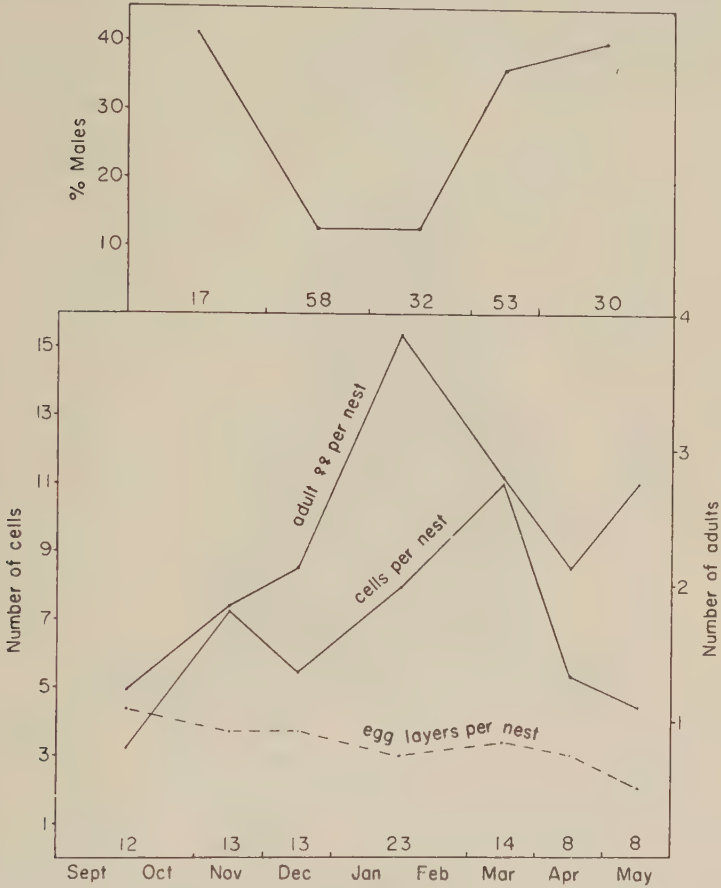
c.—*Males*.—Adult males were only rarely found in nests. Likewise, they were not commonly seen flying about the banks where the nests are located. We never saw copulation, although a male was seen to pounce on a female on the bank; she repulsed him and flew off.

The percentage of the offspring that are males is significant in judging the level of social evolution achieved. As shown in figure 18, about 40% of the pupae and young adults still in their cells are males in spring and fall, but in summer only a little over 12% are males. (The actual percentage for the five points shown in the figure are 41.2, 12.1, 12.5, 35.8, and 40.0). The lower percentage of males produced in summer presumably reflects the large percentage of workers produced at that time. The high percentage in spring was a surprise, but is probably related to the production of larger females (queens) at that season than in midsummer.

At no time were nests found in which all of the pupae were males. Male pupae were always mixed with those of females and are judged to be normal components of the progeny.

d.—*Division of labor and female castes*.—In the following paragraphs extensive use has been made of wing length as a measure of size. That wing length is reasonably highly correlated with the body size of the female bees is evident on inspection of a series of bees. To verify this impression, measurements were made of three parts of the body, in addi-

tion to wing length, of 68 females. Their correlations with wing length are shown below: face width, .87; thorax width, .85; thorax length, .80. These r values are all significant at a probability $< .01$. From these data it is apparent that the measurement used in our studies (wing length)

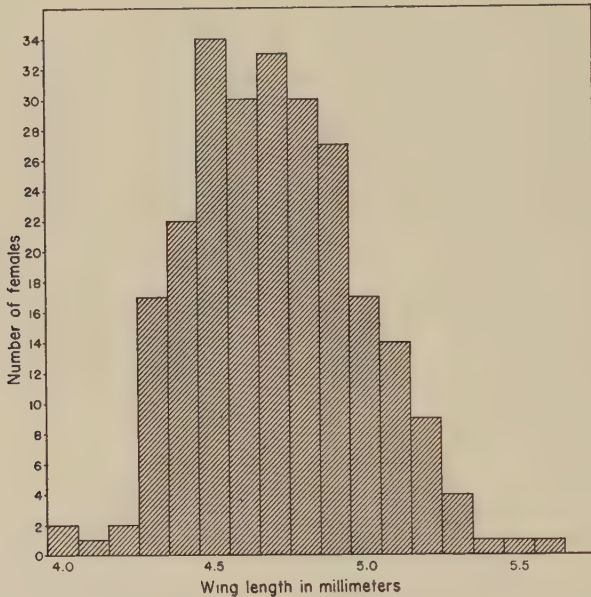


18. Graphs showing seasonal fluctuations in various statistics concerning nests of *Chloralictus rhytidophorus*. The upper part indicates the sex ratio of adults produced at various times, in terms of percentages of the total production that are males. The data were obtained from records of the sexes of pupae and of adults not yet emerged from their cells, since emerged males soon leave the nests and disappear. Each point on the graph is based on data assembled during periods of one to two months, as indicated on the abscissa. The number of pupae and unemerged adults examined during each period is also shown along the abscissa, below each point on the graph. The lower part shows the number of adult females per nest, the number of cells per nest, and the number of egg laying queens (groups A and B) per nest for various times during the year. Each point on the graph is based on data from nests which were completely excavated, without the loss of any bees, these data being assembled during periods of one or two months, as indicated on the abscissa. The number of such successfully opened nests, examined on cold days when all the bees were probably in them or after several hours of constant watching to capture all bees that might be in the field, is indicated for each time period along the abscissa. The ordinate is numbered for cells at the left, for number of adult females at the right.

is a reasonably good index of the other structures measured and presumably of general body size.

Figure 19 shows the distribution of various size classes as judged by wing length. The size variation is rather great (nearly 27 percent of the size of the largest individual) but no noticeable bimodality can be seen in the histogram.

Another evidence of diversity among females can be seen in the development of the ovaries and in the presence or absence of sperm cells in the



19. Histogram showing the distribution of wing lengths among females of *Chloralictus rhytidophorus*.

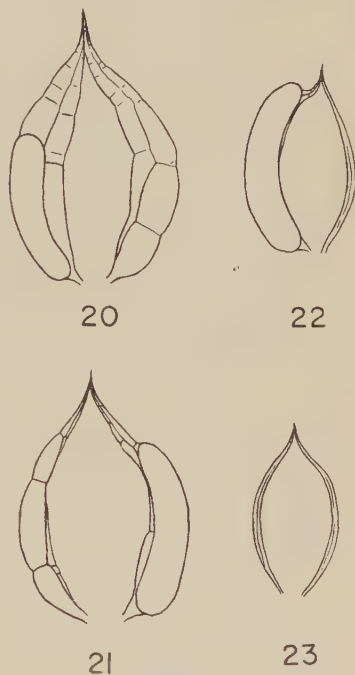
spermatheca. Freshly emerged females are, of course, always unworn, unfertilized, and have slender ovaries. They are omitted from consideration in this connection, as were overwintering females which also have slender ovaries. For this study, five groups of females were recognized. Group A females were fertilized individuals with ovaries much swollen, the swelling involving all or most of the six ovarioles (fig. 20). Group B females were fertilized with incompletely swollen ovaries, usually one ovariole in each enlarged (fig. 21). Group C females were unfertilized but had one oocyte in one ovary, or one in each, swollen (fig. 22). Adjacent ovarioles, and usually even the oocytes anterior to the enlarged one, were slender. Group D females were fertilized but with slender ovaries. Group E females were unfertilized with slender ovaries (fig. 23). In other terms, A and B females were queens, C consisted of workers which might occasionally lay a male pro-

ducing egg (1), D consisted of fertilized workers; and E of typical workers. All intergradations in ovarian development exist so that arbitrary decisions had to be made, particularly in deciding whether certain queens fell in group A or group B.

When this classification based on internal organs was related to size (fig. 24) it was found that queens (groups A and B) are on the average larger than workers and are responsible for all of figure 24 above the column for 5.0 mm. in wing length. However small queens exist; indeed the two smallest bees shown in figure 24 are one individual in group A, and one in group B. The workers that probably occasionally lay an egg or two (group C) average larger (but not significantly so) than those with slender ovaries (groups D and E). Statistics on the females on which figure 24 is based are shown in table I.

An analysis of variance of the means of groups A to E could not be preformed since the variances are heterogeneous. Transformation was unable to cope with this situation, indicating that we are not dealing with differences in variance resulting from the scale chosen but with a real biological phenomenon. The means were shown to be heterogeneous (probability $<.005$) by the method of weighted mean squares (Snedecor, 1956, p. 288). Individual tests of means by the Fisher-Behrens method showed groups A and B to be not significantly different, but to differ from groups C, D, and E, which were not among themselves significantly different. Thus we can confidently say that the mean size of queens is larger than that of workers.

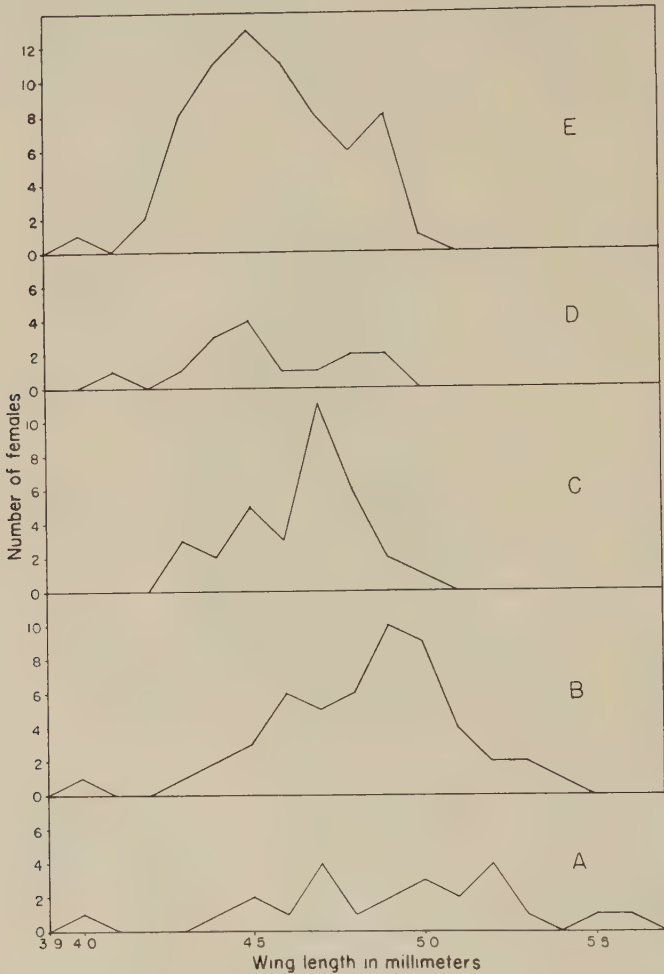
A systematic analysis of the variances of the five groups was undertaken using the maximum F ratio test (Pearson and Hartley, 1956, table 31). While this is probably not an entirely suitable test, it should give a conservative approximation (large Type II error). When arranged in order of magnitude of the variances (A, B, D, E, C), no variance could be shown different from its neighbors but that of A was significantly larger than those of groups E and C ($P. < .05$). A possible explanation of the generally



20. to 23. Ovaries of *Chloralictus rhytidophorus*. Figure 20, group A queen; 21, group B queen; 22, group C worker; 23, group D or E worker.

(1) The expected male haploidy and female diploidy was verified in this species by Dr. W. E. Kerr of the Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, São Paulo, Brasil.

higher variance among queens than among workers is that most or all females, after proper stimulation (possibly involving isolation while young adults), are potentially able to mate and undertake nest building and reproductive activities. Thus even some small females would become



24. Graphs showing the distribution of wing lengths among the various groups (A to E) of females of *Chloralictus rhytidophorus*.

egg layers. On the other hand, when several bees are together in the same nest, the smaller females are perhaps inhibited from reproductive activities and become workers. The result would be that workers come from the lower part of the total range of variation and would exhibit a lower variance than the queens.

It is common observation in many insects that large females produce more offspring than smaller ones, and the establishment of a caste of

small, nonreproductive workers is probably in part an extension of this common tendency. The suggestion arises that there might be a correlation between size of queens and the number of offspring they produce. This idea is supported by the slightly larger average size of group A than group B queens, but the difference is not statistically significant. No relation could be shown between queen size and number of other adults, or number of cells, in nests. Perhaps this is because death of workers and filling of cells once used obscures any relation between colony size or number of cells and total productivity of the queen.

TABLE I. — DATA ON FEMALES OF *Chloralictus rhytidophorus* TAKEN FROM NESTS DURING THE ACTIVE SEASON OF THE YEAR, WHEN NEST CONSTRUCTION AND PROVISIONING WERE OCCURRING (Oct. 23-Apr. 30) (1).

GROUP (see text)	WING LENGTH (MM.)				5. AVERAGE NO. PER NEST	INDEX OF WEAR	
	1. MEAN AND ITS STANDARD	2. VARIANCE	3. RANGE	4. NUMBER		6. MEAN	7. RANGE
A	4.906 ± .0745	.1331	4.0—5.6	24	.21	4.7	2—8
B	4.821 ± .0369	.0707	4.0—5.4	52	.57	4.3	2—8
C	4.618 ± .0306	.0309	4.3—5.0	33	.29	3.7	2—6
D	4.547 ± .0591	.0523	4.1—4.9	15	.16	4.3	3—9
E	4.578 ± .0254	.0438	4.2—5.0	68	1.00	2.8	2—6

Columns 4 and 5 of table I show the frequencies of the various groups of females. There are over 1.5 times as many workers as queens, considering the entire active season. Fertilized workers (D) are relatively scarce; one fourth to nearly one third of the workers may lay occasional eggs (C), and there are twice as many B type queens as A type.

In order to study the relation of size, ovary development, and fertilization to the amount of work done by the bee, records of mandibular wear and of tattering of the wing margins were kept. As with *Augochloropsis sparsilis* (Vachal) [see Michener and Lange (1958d)], mandibular and wing wear were commonly associated, suggesting that bees working with their mandibles in constructing cells and burrows also do some flying about outside the nests. Mandibles were grouped in five classes, as follows: (1) unworn, (2) slightly worn, (3) well worn, (4) much worn, and (5) very much worn, the latter being so worn that the subapical tooth and the notch that sets it off were gone and the entire apex short and blunt. Wings were placed in four classes of wear, (1) unworn, (2) one to four nicks

(1) Column 5 is not based on exactly the same data as the other columns because the escape of a bee or similar mischance in any nest rendered that nest useless for purposes of that column.

on the outer margins of the forewings, (3) five to eight nicks, (4) over eight nicks. To relate these two sources of information on wear with other data, an index of wear was used. The index of wear is simply the sum of the class number given above for mandibles and that for wings. Thus an unworn bee has an index of wear of 2, the most worn bee found had an index of 9.

Table 1 (columns 6 and 7) shows indices of wear for the various groups of females defined above. It is evident that on the average workers (especially group E) are less worn than queens (especially group A). This may mean that a certain number of individuals classified as queens had passed through an earlier stage when they might have been classified as one or another of the worker groups. Every bee, on emergence, would be classified as group E. As already explained, such young unworn adults are excluded from the data shown in table 1, but slightly worn females which might ultimately have developed into group A or B might have been classified as workers. This may well have happened with some individuals but since there exist badly worn workers, as well as unworn queens, this is not the only explanation of the findings. The larger average size of queens also shows that they are not merely the individuals that we might have called workers had we found them at an earlier age, for once an adult, a bee cannot grow.

There seem to be striking differences in length of survival of the female bees, probably correlated with size and ovarian development. Bees in several nests were marked for individual recognition by means of colored paints, using the methods indicated by Michener, Cross, Daly, Rettenmeyer and Wille (1955). Most such marked bees were not seen a week or so later although one marked in February was seen 24 days later. Marking was done in September, November, January, February, March and early April. The marked bees soon vanished and were replaced by unmarked ones, presumably younger. Such nests were not depleted, but maintained populations comparable to those of undisturbed nests, indicating that there was no unusual mortality of bees due to marking. Rather, there appears to be a constant loss of short-lived bees. This conclusion is supported by the very small nest populations in the face of constant production of new bees.

The marked bees were from nests containing several adult females and nearly all were seen returning to the nest at one time or another with pollen on the scopa; for many of them we have many records of their pollen collecting trips (summarized in figure 25). Bees from nests believed to contain several females which were caught as pollen collectors average small in size [mean wing length (1) and its standard error, $4.62 \pm .050$ mm., $N=24$]. Thus such pollen collectors are similar in size to the bees found on dissection to be workers (Table 1, groups C, D and E). No doubt

(1) The fact that the mean wing length is a little higher (not significantly) than the worker groups shown in table I and that the variance (.05420) is also a little higher than in those groups may show that a few queens or queenlike bees were included among the pollen collectors.

these pollen collectors are such workers and it is a logical conclusion from these data that the worker bees are short-lived (perhaps surviving three or four weeks as adults), and that their constant replacement by fresh young workers is responsible for the low indices of wear of workers shown in Table I.

The only good evidence of contrasting long life of queens is a bee marked on February 29, and seen again on March 11, April 24, and August 10. Although almost all marked bees were seen carrying pollen, this one was not, except that once she entered the nest with a little pollen such as might accidentally stick to the hairs. She never was dissected, but the fact that she had nearly survived the winter when last seen shows that she was a queen. It seems probable, therefore, that the more worn condition of queens, on the average, shown in table I results from their long lives during which they work in the nest and also fly in and out occasionally, visiting flowers, probably to feed. These data further support the conclusion that in spite of intergradations between the queen and worker castes and the complete overlap in size that exists, most older bees can be assigned to one or another caste and the queens are not merely individuals that were previously workers and have matured sexually.

Largely subjective information corroborating this was obtained from dissections of females preserved in Kahle's fixative. Badly worn bees (presumably old) often have yellowish areas in the ovaries and no well formed large oocytes even though the ovaries may be swollen. This condition was found in occasional individuals of group A, B, and even C and suggests senility. Occasionally ovaries of such old bees become rather slender but are longer than in groups D and E, probably indicating that they had previously been enlarged and in egg-laying condition. Such observations of senile bees in groups A, B, and C would be most unlikely if individual bees progressed regularly from C to A. If that were the case, all senile bees should be in group A.

e.—*Seasonal status of female castes*.—As would be expected from the fact that in spring the overwintered females establish nests, generally individually, the overwintering females are probably all queens. Many such females are produced late in the fall, as is shown by the abundance of large females with slender ovaries in the nests at that time. Some of them do not get fertilized until very late in the fall, probably indicating their late emergence. However, some overwintering bees are much older, as indicated by the one discussed in the preceeding section which was marked on February 29, in summer and survived at least until August 10, almost spring of the nest season. Thus, as in *Augochloropsis sparsilis* (Vachal), overwintering bees are probably of various ages. Also as in that species, they are all unworn or nearly so, regardless of age. Worn bees must die in the fall. The mean wing length of overwintering or overwintered females (Table II) agrees rather well with that of queens recognized by ovarian development (Table I).

TABLE II. — WING LENGTHS (in mm.) OF FRESHLY EMERGED FEMALE BEES AT VARIOUS SEASONS, COMPARED WITH OVERWINTERING QUEENS.

	MEAN AND ITS STANDARD ERROR	VARIANCE	RANGE	NUMBER
Overwintering Queens	$4.85 \pm .038$.04825	4.4—5.3	34
Emerged Oct.-Nov.	$4.72 \pm .077$.07111	4.2—5.1	12
Emerged Dec.-Feb.	$4.54 \pm .034$.02354	4.3—4.8	25
Emerged Mar.-Apr.	$4.78 \pm .139$.0970	4.4—5.1	5

The high variance in the small sample of young known to have emerged in March and April (Table II) is probably due to a mixture of workers and overwintering queens. The resulting heterogeneity in variances invalidates an analysis of variance of the means. The means shown in Table II were shown to be heterogeneous by the method of weighted mean squares (Snedecor, 1956, p. 288). Individual tests of means by the Fisher-Behrens method showed overwintering bees to be significantly larger than those emerging in December to February ($P < .01$) and the bees emerging in October and November are probably significantly larger than those from December to February ($P = .05$).

Thus it is probable that the female progeny of the overwintered queens that appear in spring (October and November) are relatively large, on the average. Young bees appearing during the summer months average small, while those appearing in the fall are again large. The large bees emerging in spring are a surprise for in northern social halictids, so far as known, the first workers produced in the spring are as small as those produced in summer (Noll, 1931; Michener, unpublished).

It is interesting that at times when larger females are produced, higher percentages of the progeny are males (fig. 18), and when the average size of the females is small, but few males are produced. Possibly female size and production of males are controlled in some way by weather.

We have already indicated the short lives of workers compared to long lives of queens. The question arises as to whether a single queen ordinarily survives a whole season, from spring to fall, or is replaced one or more times during the season. The production of males and of young probable queens throughout the season suggests replacement, when considered in connection with the few new nests established during the summer. This view is supported by the finding of occasional unworn or little worn queens (of both groups A and B) in nests during the summer months. That these

are replacement queens is indicated by evidence of old activity (old cells, other worn bees, including occasionally a worn queen) in the same nests. Another indication that replacement occurs is that after March 1 not one group A queen was found. All were group B queens, some of which must have been replacing group A queens active earlier. The death of nests, as described in the section on "Seasonal History", may be due, at times, to failure in replacement of a queen.

As shown in figure 18, the number of egg laying queens (groups A and B) per nest diminishes as the season progresses. Because of the nests which lack an egg laying individual completely, the average number of queens is less than one per nest after the spring months. However, considering the entire active season (September through May), 10.8 percent of 92 nests contained two queens, none more (except for one nest in early spring containing three, only one of which was actually laying eggs). Nests with two queens were found in nearly every month. At no time were two group A queens found in a single nest, but two group B queens or a group A and a group B queen were found in various nests. It is worth noting that two queens in the same nest usually show widely different indices of wear. Either the group A or the group B queen, if both groups are involved, may be the more worn. Presumably this usually indicates that the more worn queen is the older of the two, but it may merely indicate that she worked more or even that her cuticle was softer.

The difference between the line for egg laying queens and that for adults per nest shown in figure 18 is due largely to workers, but also to young adults whose caste is unknown, and in late fall, to young queens.

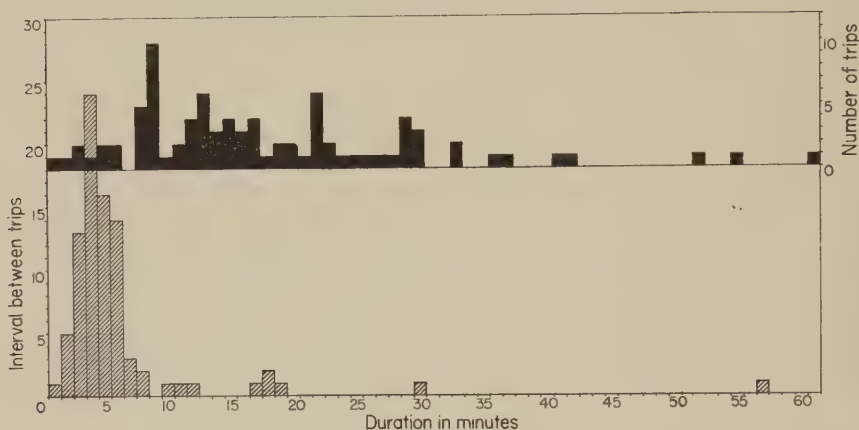
f. —*Defense of nests.* Except at night and during cold and rainy weather, nests of this species, if occupied by several females, are guarded much of the time by a bee that plugs the nest entrance with her head. This guard backs into the nest, to where the burrow diameter is larger, to let other bees pass in or out of the nest. When disturbed by a fine brush or needle, the guard backs into the nest, but if teased by a fiber at the nest entrance it will often bite at it with its mandibles and then turn and block the nest with its abdomen. Guards were seen to bite at phorids, which flew away. As indicated elsewhere (Michener, 1958; Michener and Lange, 1958 a), one of the important factors in establishment of social behavior was probably the opportunity for defense by guards in nests containing more than one bee. Comparable guarding action is not seen in nests inhabited by only one bee.

Disturbance of the nest regularly causes the bees inside it to push dirt into the entrance and plug it for a period of hours. On one occasion, a nest that had been closed for days was opened for about twenty minutes, then closed for the rest of the day by earth pushed into the entrance from within. Later we dug this nest and found it occupied by a single queen that was inactive, her progeny all being pupae.

That the guards are often young workers is suggested by the fact that,

after we had marked most of the bees in a nest, and as the marked bees disappeared, we sometimes observed unmarked guards for some days before unmarked bees started to make pollen collecting flights.

g.—*Foraging*.—Figure 25 (upper part) shows the distribution of durations of pollen collecting trips of bees marked for individual recognition. Between such trips, the bees remain in the nest for periods which average considerably shorter, as shown in the lower part of figure 25. As can be judged from the short durations of many of the trips and of the periods between them, a bee often makes numerous trips in a day. There



25. Histograms showing durations of pollen collecting trips of marked bees which we presume were workers (above), and durations of periods in the nest between such pollen collecting trips. One extreme record is omitted in each histogram. One was a pollen collecting trip of 120 minutes duration; the other was a period between pollen collecting trips of 73 minutes.

seems to be a tendency for bees to make several trips of about the same duration, followed by several trips of longer or shorter duration. Durations of trips in minutes, in the order in which they occurred, are indicated below for several bees to show variations in the time required for trips: bee YW, March 16—2, 3, 12, 11, 15, 14, 19, 14, 9, 8; bee YW, March 24—6, 22, 20, 5; bee GG, March 24—22, 17, 27, 12, 12, 9, 10, 14, 13, 17, 18; bee YW, March 16—9, 8, 8, 9, 9, 9, 13, 22, 15, 13; bee BB, March 16—6, 5, 9, 120. It seems likely that the bees change their pollen sources from time to time, which may account for the differences in duration of the trips. This is supported by our observation that sometimes a bee which has brought in several loads of yellow pollen to a nest suddenly brings loads of white pollen instead.

Pollen collecting activity is most intense on warm sunny mornings from about 8:00 a.m. to 12:00 noon. In the afternoon, even if the weather is good, there is much less activity. Activity was noted at temperatures ranging from 19.5° C to 30° C, measured in the air in front of the nesting site. On cold mornings the bees leave slowly and may remain at the

entrance for five minutes before flying off. When the weather is hot they come and go rapidly. However, no evidence that trips last longer when the temperature is low was obtained.

Often two or three or even four bees from a single nest collect pollen at the same time. In such nests only one cell is being provisioned, from which we judge that the workers collecting pollen cooperate in the provisioning of cells.

Bees of all groups (A to E) were captured at one time or another during the season as they entered nests with pollen loads on the scopa. As might be expected in view of the division of labor already described, queens (groups A and B) were observed with pollen loads only when working alone in a nest, in the initial stages of its development. Workers of all groups (C to E) were found with pollen loads, three each in groups C and D and 17 in group E. The rather large number of group C bees actually found (table 1) in contrast to the small number collecting pollen suggests that they are less likely to do so than workers having slender ovaries (D and E). Indices of wear among the 23 workers caught with pollen loads and dissected range from 2 to 6, with a mean of 3.4 (for comparative figures, see table 1).

Most of our observations of marked bees concerned pollen collectors. Other bees that were marked were seen only occasionally. One marked queen, discussed above, was observed to leave the nest and return about 30 minutes later with a little pollen on her body, showing that she had visited flowers. Probably she was not in egg laying condition at that time for she overwintered subsequently, and so far as we know overwintering queens are ones whose egg laying time is in the following spring.

We also observed a few bees which left the nest with elaborate orientation flights, usually in midmorning or later. Such bees were gone from one half to two hours, and returned without pollen on the scopa. We judged these to be young bees, not yet old enough to forage for pollen. Probably they visited flowers for nectar. Dissections of two of them showed them to be unworn group E bees with very slender ovaries, supporting the idea that they were young.

C. — SUMMARY AND CONCLUSIONS

Data have been presented in this paper on the bionomics and social organization of two species of halictine bees, *Chloralictus opacus* (Moure) and *C. rhytidophorus* Moure. From study of a few nests, and primarily from dissections of 61 females found at various seasons on flowers, it is evident that all females of *C. opacus* normally mate and lay eggs. Probably each one constructs a nest and the behavior is that of a nonsocial bee. Ovaries of females, except for unworn and presumably young ones, showed only one large oocyte, or one in each ovary (figures 2 and 3).

By contrast *C. rhytidophorus*, an extensive series of nests of which was

excavated throughout a year's time, shows much evidence of social behavior. There are queens with ovaries much enlarged compared to females of *C. opacus* and workers with slender ovaries (figures 20 to 23). Presumably evolution from nonsocial to social behavior with castes involves an increase in fecundity of the queens and a decrease in fecundity of the worker caste. This differentiation is very incomplete in *C. rhytidophorus* since every possible intermediate condition of ovary development exists. Indeed it is almost misleading to speak of separate castes although the expressions are useful and from the standpoint of behavior are significant. The workers average slightly smaller than the queens, and workers which probably lay an occasional egg, since they contain one or two large oocytes, have an average size slightly, but not statistically significantly, larger than typical workers (figure 24). Many workers develop such oocytes. Few workers mate. In spite of the existence of these castes and their average size differences, their differentiation is so weak that the entire size range of the workers falls within that of the queens (figure 24) and a histogram based on wing length of all females shows no obvious bimodality (figure 19).

Perhaps the large variance of queens is because females of any size are potentially able to become queens, and do so when alone, while in colonies small females may all become workers.

Other evidence of sociality in *C. rhytidophorus* is as follows : Nests tend to be in small groups. They may be started by from one to three queens (if more than one, they are probably together because of staying in the parental nest), usually by only one. Her female progeny, at least the workers, stay with her, so that a small group of females lives together in a nest. Because of the short lives of workers, the average nest population is less than four in midsummer, when it is highest (figure 18). The maximum nest population observed was eleven. Females produced in spring and fall average larger than those produced in summer (table II). Also, although males are produced throughout the season, more are produced in spring and fall (about 40 % of bees produced) than in summer when only 12 % of the young produced are males (figure 18). In contrast to workers, the queens are rather long lived. New queens are produced and become fertilized at all times during the active season. Some probably remain in the parental nests, ultimately replacing old queens, while others start new nests.

In *C. rhytidophorus*, females of all types (typical workers to queens) work and wear the mandibles badly as well as damage the wing margins. Queens however, on the average are more worn than workers, probably because they live longer (table I). Queens, when starting their nests, do all the work of a solitary bee but we never found a queen guarding the nest or returning to it with a pollen load when workers were present in the colony. When several workers are present in a nest they probably cooperate in provisioning cells.

The nests of *C. opacus* and *C. rhytidophorus* are similar in general form to those of other *Chloralictus*, consisting of a burrow (sometimes branched)

from which subhorizontal, wax lined cells diverge. Such nests have been investigated for *C. herbstiellus* (Friese), *C. spinolae* (Friese) (Claude-Joseph, 1926), *C. seabrai* Moure (Michener and Seabra, 1958), and *C. stultus* (Cresson), *versatus* (Robertson), *rohweri* (Ellis), *zephyrus* (Smith), etc. (Michener, unpublished). It is interesting that the nest structure as well as the manner of provisioning the cells is conservative in the group while social organization varies widely from forms which are solitary to social forms like *C. rhytidophorus* and especially *C. stultus* (Cresson) in the United States. Similar plasticity in degree of sociality coupled with conservation of nest structure was found in *Augochloropsis* (see Michener and Lange, 1958 d).

Sumário e Conclusões.

Neste trabalho são prestadas informações sobre a bionomia e organização social de duas espécies de abelhas, *Chloralictus opacus* (Moure) e *C. rhytidophorus* Moure.

Com a observação de alguns ninhos e principalmente com os resultados da dissecação de 61 fêmeas pegadas nas flôres em várias épocas do ano, ficou evidente que todas as fêmeas de *C. opacus* normalmente são fecundadas, põem ovos e, provavelmente, cada uma controla o seu ninho. Seu comportamento equivale ao das abelhas solitárias. Os ovários das abelhas dissecadas tinham um só oócito grande, ou um em cada ovário. Naturalmente as fêmeas jovens tinham ovários finos, sem oócitos grandes.

Pelo contrário, os dados sobre *C. rhytidophorus* apresentam muitos indícios de comportamento social. Encontram-se rainhas com ovários muito grandes quando comparados aos de *C. opacus*, e operárias com ovários finos (figs. 20 a 23). Presumimos que a evolução de comportamento de solitário a social, se deve a um aumento de fecundidade de alguns indivíduos e diminuição em outros, originando as castas. Esta diferenciação, contudo, é muito incompleta em *C. rhytidophorus*, observando-se todos os graus intermedios de desenvolvimento do ovário. Pode ser que seja erro falar em castas distintas, mas esta expressão é útil e significa algo de positivo sob o ponto de vista de comportamento.

As operárias típicas tem um tamanho médio um pouco menor que o das rainhas, porém ha algumas que o tem intermédio. Presume-se que estas põem ovos, porquanto nas disseções se observou possuirem um ou dois oócitos grandes. Ainda que algumas operárias desenvolvam ovários grandes, poucas são fecundadas. Apesar da existência das diferenças acima anotadas, são estas tão fracas no que concerne ao tamaho, que o histograma baseado na medida do comprimento das asas de todas os fêmeas, não apresenta bimodalidade (fig. 19).

Indicações de vida social em *C. rhytidophorus* : Os ninhos geralmente se apresentam em pequenos grupos, e cada um começa normalmente com uma só rainha, raramente até três. Quando mais de uma, pensamos que o

agrupamento seja devido á permanência no ninho materno. Prosseguindo o desenvolvimento do ninho, ao menos as operárias passam a morar junto com a rainha. Por causa da curta duração da vida das operárias, a população do ninho médio fica abaixo de quatro no verão, época em que seu número é mais elevado (fig. 18). A população maior que observamos chegava a onze indivíduos. As fêmeas nascidas na primavera e outono são maiores, em média, que as nascidas no verão (Tabela II). Também os machos, embora apareçam em todas épocas de atividade, são produzidos em maior número (aproximadamente 40 %) na primavera e no outono que no verão, quando só atingem 12 % do total.

Achamos que as rainhas tem vida bastante longa. Rainhas novas aparecem e são fecundadas em todas as épocas de atividade. Algumas provavelmente ficam nos ninhos de origem, vindo a ocupar o lugar das rainhas velhas, enquanto que as outras fundam ninhos novos. Em *C. rhytidophorus*, as fêmeas de todos os tipos (desde operárias típicas até rainhas) trabalham, como o evidenciam as mandíbulas gastas e a margem esgarçada das asas. As rainhas apresentam maior sinal de desgaste nas mandíbulas e asas que as operárias, provavelmente por viverem mais tempo (Tabela I). Ao iniciarem o ninho, as rainhas desempenham todas as funções como uma abelha solitária. Porém nunca encontramos uma rainha montando guarda à entrada do ninho, ou voltando com pólen, quando já existiam operárias na colônia. Quando mais de uma operária está no ninho, provavelmente trabalham juntas na construção e aprovisionamento das células.

Os ninhos de *C. opacus* e *C. rhytidophorus* assemelham-se entre si na disposição geral e também se parecem aos de outras espécies do gênero. A estrutura e também a maneira de aprovisionar as células são caracteres conservativos do grupo. Por outro lado, a organização social varia desde formas solitárias até formas sociais como de *C. rhytidophorus*, e ainda de mais alto grau de sociabilidade, quase como em *Bombus*, como temos observado em *C. stultus* e outras espécies dos Estados Unidos. Encontramos igualmente no gênero *Augochloropsis* plasticidade semelhante no grau de sociabilidade ao par de um conservativismo na estrutura do ninho (Cfr. Michener e Lange, 1958 d).

Zusammenfassung und Schlussfolgerungen.

Der vorliegende Beitrag hat Wissenswertes über die Oekologie und soziale Organisation zweier halictiner Bienen, *Chloralictus opacus* Moure und *C. rhytidophorus* (Moure), zusammengetragen. Durch die Beobachtung einiger Nester, und in erster Linie durch Sezieren von 61 Weibchen, die zu verschiedenen Jahreszeiten von Blüten gesammelt wurden, konnte gezeigt werden, daß normalerweise alle Weibchen von *C. opacus* kopulieren und Eier legen. Wahrscheinlich baut jedes einzelne ein eigenes Nest, und ihr Verhalten gleicht dem einer non-sozialen Biene. Die Ovarien der Weibchen, mit Ausnahme von unabgenützten, wahrscheinlich jungen Exemplaren,

zeigen nur eine einzige große Oozyte, oder eine in jedem Ovarium (Abb. 2 und 3).

Im Gegensatz dazu zeigt *C. rhytidophorus*, von welcher Art eine große Anzahl von Nestern während der Zeit eines Jahres ausgegraben wurden, viele Züge sozialen Verhaltens. Es wurden Königinnen gefunden, die, im Vergleich zu den *C. opacus* — Weibchen und den Arbeiterinnen mit schmalen Ovarien, wesentlich größere Ovarien besitzen (Abb. 20-23). Wahrscheinlich ist die Evolution von non-sozialem zu sozialem Verhalten mit Kasten hinsichtlich der Fecundität mit einem Anstieg bei den Königinnen und einem Rückgang in der Arbeiter-Kaste verbunden. Diese Differenzierung ist in *C. rhytidophorus* sehr unvollständig, denn wir finden jede mögliche Zwischenausprägung in der Ausbildung der Ovarien. In der Tat ist es beinahe irreführend, von getrennten Kasten zu sprechen, obwohl diese Ausdrücke nützlich und vom Verhaltens-Gesichtspunkt sogar bedeutungsvoll sind. Die Arbeiterinnen sind im Durchschnitt etwas kleiner als die Königinnen; und diejenigen Arbeiterinnen, die wahrscheinlich gelegentlich ein Ei legen, besitzen im Durchschnitt eine Größe, die ein wenig, aber statistisch nicht signifikant über der der typischen Arbeiterinnen liegt (Abb. 24). Zahlreiche Arbeiterinnen bilden solche Oozyten aus. Wenige Arbeiterinnen je kopulieren. Trotz des Vorhandenseins dieser Kasten und ihrer Größenunterschiede sind die Unterschiede so gering, daß der gesamte Streubereich in der Größe der Arbeiterinnen innerhalb dessen der Königinnen liegt (Abb. 24), und ein Histogramm der Flügellänge aller Weibchen zeigt keine offensichtliche Zweigipfligkeit (Abb. 19). Vielleicht beruht die große Streuung bei den Königinnen darauf, daß Weibchen jeder Größe potentiell in der Lage sind, zu Königinnen zu werden, und das auch werden, wenn sie allein sind, während in Kolonien alle kleinen Weibchen zu Arbeiterinnen werden mögen.

Andere Hinweise auf das soziale Verhalten von *C. rhytidophorus* finden wir in folgendem: die Nester sind vorzugsweise in kleinen Gruppen zusammen gelegen. Sie mögen eingerichtet worden sein von einer bis drei Königinnen, gewöhnlich aber von einer allein (wenn mehr als eine beteiligt ist, so beruht das wahrscheinlich darauf, daß sie im elterlichen Nest geblieben sind). Ihre weiblichen Nachkommen, wenigstens die Arbeiterinnen, bleiben mit ihr zusammen, so daß eine kleine Anzahl von Weibchen miteinander in einem Nest lebt. Wegen der kurzen Lebenszeit der Arbeiterinnen ist die Nestpopulation im Hochsommer, wo sie am größten ist, gewöhnlich kleiner als vier (Abb. 18). Die größte jemals beobachtete Nestpopulation war elf Weibchen, die im Frühjahr oder Herbst aufgewachsen sind, sind im Durchschnitt größer als die Sommer-Weibchen (Tafel II). Dazu — obwohl Männchen während der gesamten Saison auftreten — werden im Frühjahr und Herbst mehr Männchen produziert (ungefähr 40 % der Jungen) als im Sommer, wo nur 12 % der produzierten Jungen Männchen sind (Abb. 18). Im Gegensatz zu den Arbeiterinnen sind die Königinnen ziemlich langlebig. Es werden zu allen Zeiten der Aktivitätsperiode Königinnen produziert und befruchtet. Einige verbleiben

wahrscheinlich in den elterlichen Nestern, um schließlich die alten Königinnen zu ersetzen, während andere mit dem Bau eigener Nester beginnen.

Bei der Art *C. rhytidophorus* sind die Mandibeln aller Weibchen (Arbeiterinnen bis Königinnen) weitgehend abgearbeitet und die Ränder der Flügel beschädigt. Jedoch zeigen im Durchschnitt die Königinnen mehr Beschädigungen als die Arbeiterinnen, wahrscheinlich, weil sie länger leben (Tafel I). Wenn die Königinnen ihre Nester anlegen, verrichten sie all die Arbeit einer solitären Biene; wir fanden jedoch niemals eine Königin das Nest bewachen oder mit einer Ladung Pollen zu ihm zurückkehren, sobald Arbeiterinnen in der Kolonie vorhanden sind. Wo mehrere Arbeiterinnen in einem Nest sind, arbeiten sie bei der Versorgung der Zellen wahrscheinlich zusammen.

Die Nester von *C. opacus* und *C. rhytidophorus* sind in der allgemeinen Bauweise denen anderer *Chloralictus*-Arten ähnlich. Sie bestehen aus einer (manchmal verzweigten) Höhle, von der subhorizontal Wachszellen ausgehen. Solche Nester sind untersucht worden für die Arten *C. herbstiellus* (Friese), *C. spinolae* (Friese) (Claude-Joseph, 1926), *C. seabrai* Moure (Michener und Seabra, 1958), u.s.w. (Michener, unveröffentlicht). Interessant ist, daß die Struktur des Nestes, sowohl als auch die Art und Weise, in der die Zellen versorgt werden, in der Gruppe einheitlich ist, während die soziale Organisation weitgehend variiert zwischen solitären Formen und sozialen Formen wie *C. rhytidophorus* und besonders *C. stultus* (Cresson) in den Vereinigten Staaten. Vergleichbare Plastizität in der sozialen Struktur, verbunden mit der Beibehaltung der Nest-Baustruktur, wurde in der Gattung *Augochloropsis* gefunden (siehe Michener und Lange, 1958 d).

LITERATURE

1926. CLAUDE-JOSEPH (F.). — Recherches biologiques sur les Hyménoptères du Chili (Mellifères) (*Ann. Sci. Nat. Zool.* (10), 9, 113-268).
1958. MICHENER (Charles D.). — The evolution of social behavior in bees (*Proc. Tenth International Congress of Entomology, Montreal*) (in press).
1955. MICHENER (Charles D.), CROSS (Earle A.), DALY (Howell V.), RETTENMEYER (Carl W.), WILLE (Alvaro). — Additional techniques for studying the behavior of wild bees (*Insectes Sociaux*, 2, 237-246).
- 1958 a. MICHENER (Charles D.), LANGE (Rudolf B.). — Observations on the behavior of Brazilian halictid bees (Hymenoptera, Apoidea) I, *Pseudagapostemon* (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 51, 155-164). — 1958 b. Observations on the behavior of Brazilian halictid bees (Hymenoptera, Apoidea) II, *Paroxystoglossa jocasta* (*Jour. Kans. Ent. Soc.*, 31, 129-138). — 1958 c. Observations on the behavior of Brazilian halictid bees (Hymenoptera, Apoidea) III (*Univ. Kans. Sci. Bull.*) (in press). — 1958 d. Observations on the behavior of Brazilian halictid bees (Hymenoptera, Apoidea) IV, *Augochloropsis* (*Novitates Amer. Mus.*) (39, 207-217). — 1958 e. A distinctive type of primitive social behavior among bees (*Science*, 127, 1046-1047).
- 1958 a. MICHENER (Charles D.), LANGE (Rudolf B.), BIGARELLA (João José), SALAMUNI (Riad). — Factors influencing the distribution of bees' nests in earth banks (*Ecology*) (in press). — 1958 b. Fatores determinantes da distribuição de ninhos de abelhas em barrancos terrosos (*Dusenia*, 8, 1-24).

1958. MICHENER (Charles D.), SEABRA (Carlos Alberto Campos). — Observations on the behavior of Brazilian halictid bees (Hymenoptera, Apoidea) VI, Tropical species (*Jour. Kans. Ent. Soc.*) (in press).
 1931. NOLL (Josef). — Untersuchungen über die Zeugung und Staatenbildung des *Halictus malachurus* Kirby (*Zeit. f. Morph. u. Oekologie der Tiere*, **23**, 285-367, pl. I-III).
 1956. PEARSON (E. S.), HARTLEY (H. O.). — *Biometrika tables for statisticians*, vol. I, xiii + 238 p., Cambridge Univ. Press.
 1956. SNEDECOR (George W.). — *Statistical methods*, xiii + 534 p., Iowa State College Press.
-

BEITRAG
ZUR BIOLOGIE DER SCHMAROTZERFELDWESPEN
SULCOPOLISTES ATRIMANDIBULARIS ZIMM.,
S. SEMENOWI F. MORAWITZ
 UND *S. SULCIFER* ZIMM. (I)

von

Joachim SCHEVEN

(Aus dem zoologischen Institut der Universität München.)

INHALTSUEBERSICHT

I. Einleitung	409
II. <i>Sulcopolistes atrimandibularis</i> Zimmermann.	
1. Vorkommen und Oekologie	411
2. Verbleib und Verhalten der Wirtskönigin. Der Einfluß der Dominanz ..	413
3. Verhalten der Schmarotzerkönigin	414
4. Verhalten der jungen ♂♂ und ♀♀ von <i>S. atrimandibularis</i>	418
5. Gibt es bei <i>S. atrimandibularis</i> eine rudimentäre Arbeiterkaste?	420
6. Vergleich des Verhaltens der ♀♀ von <i>Polistes</i> und <i>Sulcopolistes</i>	420
III. <i>Sulcopolistes semenowi</i> F. Morawitz.	
1. Vorkommen und Oekologie	421
2. Verhalten der <i>semenowi</i> -Königin	422
3. Verhalten der Wirtskönigin	422
4. Probleme in den Wirtsverhältnissen von <i>S. semenowi</i>	423
5. Schlupffolge und Verhalten der jungen ♂♂ und ♀♀	425
IV. <i>Sulcopolistes sulcifer</i> Zimm.	
1. Vorkommen und Oekologie	426
2. Das Schmarotzerverhalten von <i>S. sulcifer</i>	427
V. Die Stellung der <i>Sulcopolistinen</i> im System. Zur Frage ihrer Entstehung ..	431
ZUSAMMENFASSUNG, SUMMARY, Résumé russe	432
LITERATUR	437

I. — EINLEITUNG

Die Gattung *Polistes* ist in rund 130 Arten über alle wärmeren Erdteile verbreitet. Die sozialparasitische Gattung *Sulcopolistes* *Blüthgen* (Pseudo-

(1) Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität zu München.

polistes Weyrauch) wurde dagegen bisher nur in 3 Arten aus der palaearktischen Region bekannt. Die Sulcopolistinen sehen ihren Wirten täuschend ähnlich, sie unterscheiden sich von den Polistes-Arten morphologisch nur durch die oberseits eingehöhlten Mandibeln (Abb. 1), außerdem fehlt ihnen die Arbeiterkaste. Weyrauch (1937) sowie de



Abb. 1. — Gesichter der ♀♀ von *Polistes gallicus* L. (links) und *Sulcopolistes sulcifer* Zimm. (rechts), 4. fach vergrößert. Die eingehöhlten Mandibeln sind das Merkmal der Sulcopolistinen.

Beaumont und Matthey (1945) berichteten über ihr Vorkommen auf Nestern von *Polistes gallicus* L. und denen ihrer Verwandten.

Ueber ihr merkwürdiges Schmarotzerleben ist jedoch bis heute fast nichts bekanntgeworden.

In der vorliegenden Arbeit habe ich versucht, einen Beitrag zur Biologie der Sulcopolistinen zu liefern. Zu diesem Zweck unternahm ich in den Sommern 1956 und



Abb. 2. — Verbreitung der Sulcopolistinen im westlichen Mittelmeerraum, kombiniert nach BERLAND, BLÜTHGEN, GUIGLIA, SENCKENBERG-SAMMLUNG-Frankfurt u. Zoolog. Staatssammlung-München.

△ = *S. atrimandibularis*; □ = *S. semenowi*; ○ = *S. sulcifer*; ◻ = unsicher, ob *semenowi* oder *sulcifer*. Schwarze Figuren bezeichnen die eigenen Funde.

1957 3 Reisen durch die südliche Schweiz, durch Italien, Tunesien und das südöstliche Frankreich (vergl. Karte, Abb. 2). Die Arbeitsmethode bestand darin, parasitierte *Polistes*-Nester und ihre Bewohner an Ort und Stelle zu beobachten. Bei Mitnahme einzelner Nester auf der Reise sowie bei Uebertragungsversuchen bediente ich mich kleiner, durch eine Glasscheibe verschließbarer Holzkäfige. Im Auffinden der sehr seltenen Schmarotzer bestand die Hauptschwierigkeit.

Die Anregung zu diesen Untersuchungen erhielt ich durch meinen verehrten Lehrer Professor W. Jacobs-München. Für sein stetes Interesse und für die Unterstützung bei den Reisen ins Mittelmeergebiet habe ich ihm besonders zu danken. Dank schulde ich ebenso Herrn Professor Dr. K. v. Frisch-München für großzügige Förderung der Arbeit. Nicht zuletzt möchte ich allen denen danken, die mir im In- und Ausland mit Rat und Tat geholfen haben. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft steuerte einen Reisezuschuß bei.

II. — *SULCOPOLISTES ATRIMANDIBULARIS* ZIMMERMANN

1. — *Vorkommen und Oekologie.*

Weyrauch fand als erster 1936 im Tessin diese Art als Parasit auf einem Nest von *Polistes bimaculatus* Fourcroy. 1937 entdeckte Arduino (Guiglia, 1948) in den italienischen Alpen wiederum ein von *S. atrimandibularis* parasitiertes *bimaculatus*-Nest. 1945 wurden durch de Beaumont und Matthey Funde von *Sulcopolistes* in der Schweiz veröffentlicht, die unter anderem erneut 7 von *S. atrimandibularis* befallene *bimaculatus*-Nester betreffen.

Ich selbst konnte diesen Schmarotzer an insgesamt 19 Nestern studieren: bei Audescio oberhalb Faido (Tessiner Alpen), bei Montgenèvre und La Vachette oberhalb Briançon (Hautes-Alpes, Dauphiné) und bei Castrovillari (Kalabrien). Dabei wurde in den Alpen *P. bimaculatus* als Wirtswespe wiederum bestätigt, in Süditalien dagegen als bisher unbekannter Wirt *Polistes omissus* Weyrauch festgestellt (1).

Zwischen Wirt und Parasit besteht kein konstantes Zahlenverhältnis. Es kann sogar außerordentlich wechselnd sein:

Bei Audescio	Wirts-			
	von	94 nestern	4 befallen	~ 4,2 %
» Montgenèvre u.				
La Vachette	»	52	13	= 25 %
» Castrovillari	»	218	2	~ 0,9 %

Diese unterschiedlichen Zahlen deuten darauf hin, daß sich das Verhältnis von Schmarotzer und Wirtsart zueinander dauernd ändert. Eine Population von *Sulcopolistes* kann wahrscheinlich so stark auf Kosten der Wirtsart anwachsen, daß sie deren zeitweises Aussterben am betreffenden Ort bewirkt und selber zum Abwandern gezwungen wird. Währenddessen

(1) Frau Dr. Guiglia-Genova, welche freundlichst eine Nachbestimmung vornahm, erklärte die eingesandten Exemplare als dieser Art zugehörig. Ob die Abtrennung der *P. omissus* von der alten *P. foederatus* Kohl auch biologisch vertretbar ist, bleibe dahingestellt.

erholt sich der Bestand der Wirtsart an anderer Stelle und wird durch hinzugefundene *Sulcopolistes* von neuem befallen.



Abb. 3. — Ein von *S. atrimandibularis* parasitiertes *bimaculatus*-Nest. Zu beachten sind die weißen Zelldeckel der Schmarotzerbrut. Oben rechts die Schmarotzerkönigin (Fühler hell). Audescio, 12.8.56.

Ein von *S. atrimandibularis* befallenes *P. bimaculatus*-Nest ist, falls schon Brut des Schmarotzers gedeckelt ist, sofort kenntlich an dessen dauernd cremeweißen Zelldeckeln (Abb. 3). Die Deckel der Wirtsart verfärben sich dagegen innerhalb 24 Stunden von weiß nach schwarzbraun. Die *atri*-Königin erkennt man vor den schwarzfühlerigen Wirtswespen an ihren orangefarbenen Fühlergeißeln.

Der Zustand der parasitierten Nester ist recht verschieden. Neben einigen starken, wohlentwickelten Nestern bis zu 85 Zellen, 10 Arbeiterinnen und viel *atri*-Brut (de Beaumont und Matthey : bis zu 150 Zellen) fand ich auch verkümmerte Nester, die nur wenige Wirtstiere und keine Brut des Schmarotzers enthielten. Als Normalfall, bei dem die Entwicklung der Schmarotzerbrut gewährleistet ist, mag ein Nest von Audescio gelten (Abb. 4). Dem Zentrum dieses Nestes mit 16 geleerten Zellen (dick ausgezogene Linie) entsprachen am 12.8.56 10 Arbeiterinnen und 2 Männchen der Wirtsart auf der Wabe. Die übrigen 4 Zellen waren wohl nicht bestiftet gewesen oder ausgeraubt. Sämtliche vorhandene Brut entstammte bereits der Schmarotzerwespe.

Aus dem Zustand des schematisch abgebildeten Nestes kann man ungefähr den Zeitpunkt der Okkupation ablesen. Die *bimaculatus*-Königin hatte mindestens 16 Zellen gebaut und bestiftet — etwa Ende Mai, — ehe das *atri*-Weibchen auf dem Nest erschien. Die Okkupation dürfte demnach um die Wende Mai-Juni stattgefunden haben. Zu dieser Zeit wurden in der Wirtskönigin bereits die ersten Eier zu Männchen determiniert (siehe Abb. 4). Für die *Sulcopolistes*-Königin ist es im Interesse ihrer eigenen Nachkommenschaft höchst wichtig, daß sie die Wabe nicht eher besetzt, als bis von der Wirtskönigin alle diejenigen Eier gelegt sind, aus welchen Arbei-

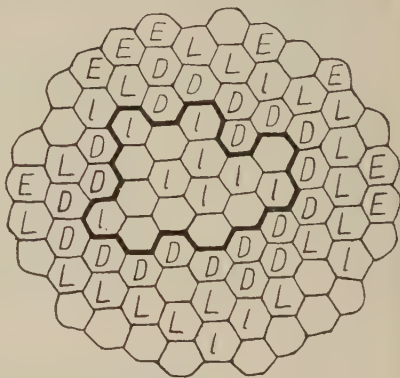


Abb. 4. — Schematische Abbildung eines von *S. atrimandibularis* parasitierten *bimaculatus*-Nestes. E = Eier; I = jüngere Larven; L = ältere Larven; D = gedeckelte Larven.

Sämtliche Brut stammt bereits von *S. atrimandibularis*. Innerhalb der dick ausgezogenen Linie sind vorher 10 *bimaculatus*-♀♀ und 2 ♂♂ geschlüpft. Audescio, 12.8.56.

terinnen werden sollen. Sie darf aber auch nicht zu spät erscheinen, weil dann in den inneren Brutkränzen, welchen sich die Arbeiterinnen vorzugsweise widmen, bereits Männchen und junge Königinnen der Wirtsart entstehen. Daß die Schmarotzerkönigin den für sie günstigsten Zeitpunkt zur Invasion mittels der Sinne prüft oder abwartet, ist unwahrscheinlich. Die häufige Beobachtung kümmernder Nester spricht eher dafür, daß ein *Sulcopolistes*-♀ nicht nur die günstig entwickelten Nester okkupiert, sondern wahllos sucht und dort bleibt, wo es Fuß fassen kann. Es kommt daher wohl immer nur ein Teil dieser Weibchen zur Fortpflanzung.

2. — Verbleib und Verhalten der Wirtskönigin. Der Einfluß der Dominanz.

Es ist bei *S. atrimandibularis* die Regel, daß die Wirtskönigin nach der Okkupation nicht getötet wird, sondern neben der neuen Königin auf der Wabe bleibt. Die Wirtskönigin ist an den verblichenen und abgestossenen Flügeln auch beim Vorhandensein von Arbeiterinnen leicht zu erkennen.

Auf den 13, zwischen 28.7. und 30.7.57 in den Hautes Alpes gefundenen Nestern war die *bimaculatus*-Königin mit einer Ausnahme auf allen Nestern anwesend. Auf den meisten dieser Nester waren überhaupt noch keine Arbeiterinnen geschlüpft. *Atrimandibularis*- und *bimaculatus*-Königin befanden sich allein auf der Wabe. Nur auf einem Nest saß das *atri*-Weibchen ganz allein.

Bei den 4 wesentlich weiterentwickelten Nestern aus dem Tessin (12. 8. 56) dagegen war die *bimaculatus*-Königin nur noch auf einem Nest vorhanden. De Beaumont u. Matthey sahen auf ihren 7 Nestern gleichfalls nur einmal die (vermutliche) Königin. Die Erklärung liegt darin, daß die erschöpfte *bimaculatus*-Königin im August gewöhnlich zugrunde geht, während die Schmarotzerkönigin — wie ich bei Haltung der Tiere feststellte — jene noch um etwa 2 Wochen überlebt.

Nach der Besitznahme des Nestes durch den Schmarotzer stellt die Wirtskönigin ihre Legetätigkeit ein. Dabei ist hervorzuheben, daß diesem Umschwung kein trophischer Wechsel zugrunde liegt. Die Umstimmung der Königin zur Funktion einer Arbeitswespe erfolgt auf rein psychischem Wege, sie ist das Resultat des Dominiertwerdens von Seiten der Schmarotzerkönigin. Dies soll im folgenden erläutert werden.

Die Erscheinung der Dominanz unter sozialen Hymenopteren wurde zuerst von Pardi (1947) beschrieben. Er beobachtete an polygynen Nistgesellschaften von *Polistes gallicus* L., daß die soziale Stellung der Individuen, ihre jeweilige „Ranghöhe“ durch ein eigentümliches Dominanz- und Subordinationverhalten geregelt wird: Aufrichten, Fühlertrillern, Bekauen von Kopf und Thorax des Partners, allgemein freieres Benehmen der dominanten Wespe; währenddessen Niederducken, Bewegungslosigkeit oder gehemmte Bewegungen beim dominierten Tier. Die Begegnungen sind oft mit gegenseitiger Fütterung verbunden.

Das Dominanzverhalten hat biologischen Sinn. Mit der Bildung eines

hierarchischen Systems wird der Rivalität der Tiere untereinander gesteuert und eine harmonische Verteilung der Tätigkeiten auf die Einzeltiere zum Gedeihen des Ganzen erzielt. Man sieht tatsächlich, wie sich die „ranghöchsten“ Wespen fast nur der königlichen Beschäftigung des Eierlegens widmen, während die „rangtieferen“ Individuen keine oder nur wenige Eier legen, stattdessen für die Beschaffung von Beute, für den Ausbau des Nestes und bei Hitze für dessen Befeuchtung aufkommen. Bei deutschen *P. gallicus* im Kaiserstuhl (Oberrhein), welche ebenfalls polygyn nisten, fand ich Pardi's Entdeckung bestätigt.

Nach Pardi ist mit dem höheren oder tieferen Rang des Individuums zwangsläufig eine jeweils bessere oder schlechtere Ernährung verbunden. Er glaubt bemerkt zu haben, daß bei dem gegenseitigen Füttern mit flüssiger Nahrung diese vorwiegend an dominierende Tiere weitergegeben wird. Ein Mehr oder Weniger an solch aufgenommener Nahrung soll für die stärkere oder schwächere Ausbildung der Ovarien verantwortlich sein. In Analogie zu seinen Beobachtungen an Königinnen-Nistgesellschaften betrachtet Pardi auch die Sonderung in Kasten bei *Polistes* als trophisch bedingten, dynamischen Prozess. Deleurance (1952) konnte aber experimentell nachweisen, daß die Hierarchie bei *Polistes* für die Differenzierung in Arbeits-Weibchen und künftige Nestgründerinnen keine Bedeutung hat. Die Determination zur Arbeiterin oder jungen Königin scheint einem inneren Cyclus der Nestgründerin zu folgen, außerdem mit exogenen Temperaturfaktoren gekoppelt zu sein. Mit der phaenotypischen Determination zur Arbeiterin oder Königin der Honigbiene (*Apis*) hat jene von *Polistes* offenbar nichts zu tun. Daher kann die zwischen den Tieren ausgetauschte Flüssigkeit nicht jene grundlegende Bedeutung für die Entwicklung und Tätigkeit der Ovarien haben, die Pardi ihr beimißt. Von einem Nahrungsgefälle, welches angeblich in Richtung der ranghöheren Individuen zunimmt, konnte ich mich bei Nachprüfung dieser Frage an polygynen Nestern von *P. gallicus* nicht überzeugen. Es wird ebenso oft Nahrung in umgekehrter Richtung erbettelt oder abgegeben. Ich nehme an, daß die von Pardi als Domination bezeichnete Behandlung durch Nestgenossen für sich allein genügt, um aus einem allseitig veranlagten *Polistes*-Weibchen, je nach der Kraft, die es solcher Behandlung entgegensetzt, ein einseitig eierlegendes oder einseitig arbeitendes Tier entstehen zu lassen. Wie sich die Individuen durcheinander zur Erfüllung ihres Daseins befreien, ist kausal nicht erklärbar. Aus Physischem kommt Psychisches und umgekehrt.

3. — Verhalten der Schmarotzerkönigin.

Das Dominationsverhalten der europäischen *Polistes*-Arten *gallicus*, *nimpha*, *bimaculatus*, *associus* und *omissus* ist nach meinen Beobachtungen ganz unspezifisch und trägt primitiven Charakter. Da die Individuen hauptsächlich bei der gegenseitigen Fütterung miteinander reagieren,

wird man hierbei auch am ehesten auf die Dominationen aufmerksam (Abb. 5 *a* und 10). Die dominante Wespe richtet sich über die untergeordnete Wespe auf, letztere duckt sich und fällt nicht selten in Akinese. Dieses von Pardi zuerst beschriebene Dominanzverhalten kann aber nur noch als Spezialfall angesehen werden; denn sinnentsprechende Verhaltensweisen kommen auch bei Kämpfen und Nestverteidigung zum Vorschein. Die Dominationen werden durch den Gebrauch der Mandibeln, Beine, Flügel und des Stachels beliebig abgewandelt, je nachdem, mit welcher sozialen Reaktion sie gerade gekoppelt sind.

Im Gegensatz zu diesen variablen Dominationen hat sich bei *Sulcopolistes* für die Begegnungen mit den Wirtstieren außerdem noch ein besonderes Dominationsverhalten herausgebildet, interessanterweise bei allen 3 Arten in etwas verschiedener Ausprägung. Es sei nochmals betont, daß diese Dominationen in keiner Beziehung zu den gegenseitigen Fütter-Reaktionen stehen. Die Dominationen von *Sulcopolistes* werden gegen die Wirtskönigin, beim Vorhandensein älterer (= dominanter) Arbeiterinnen auch gegen diese geübt. Nebenher sieht man auch bei *Sulcopolistes* die bei *Polistes* schon geschilderten Verhaltensweisen; sie werden im folgenden nicht mehr erwähnt.

Beim Dominieren des Weibchens von *S. atrimandibularis* sieht man folgendes: Langsames, zielbewußtes Umklammern der Wirtswespe (Abb. 5 *b* und 6 *a*, 3), ruhiges aber intensives Bestreichen mit den Antennen (Abb. 5 *c* und 6 *b*), zielbewußtes Aufreiten (Abb. 6 *c*), behutsames Einkrümmen des Abdomens und Hervorzüngeln des Stachels (Abb. 5 *d* und 6 *d*), zielend nach Nacken und Taille. Das dominierte Tier wird dabei nicht verletzt. Der Momentan-Effekt dieser Behandlung ist Akinese. Die andere Wirkung besteht in Unterwerfung gegenüber der *atri*-Königin und in der Hemmung der Ovarientätigkeit. Die besonders strukturierten Mandibeln der *Sulcopolistes* spielen bei diesem Umgang mit der Wirtswespe keine Rolle.

Bei *Polistes* bedeuten Umklammern und Stechen bereits den höchsten Grad von Dominanz. Man sieht dies Verhalten normalerweise nur bei kämpfenden Tieren, etwa wenn eine nestfremde Wespe eingedrungen ist. Solche Kämpfe enden stets mit der Flucht oder dem Tod des schwächeren Tieres. Für *Sulcopolistes* ist es dagegen bezeichnend, daß sie sich mit einem ritualisierten Kampf-Verhalten die Reaktionsweise ihrer Wirtstiere



Abb. 5. — Die verschiedenen Körperhaltungen von *S. atrimandibularis* (hell) und *P. bimaculatus* (punktiert) beim Austauschflüssiger Nahrung (*a*) und während der Dominanzreaktion (*b-d*).

zunutze macht. Die Begegnungen sind ganz harmlos, werden von den Wirtswespen aber furchtsam respektiert. So erhält sich die Schmarotzerkönigin ihre Vormachtstellung auf der Wabe.

Die Eroberung eines Wirtsnestes durch ein Weibchen von *Sulcopolistes*

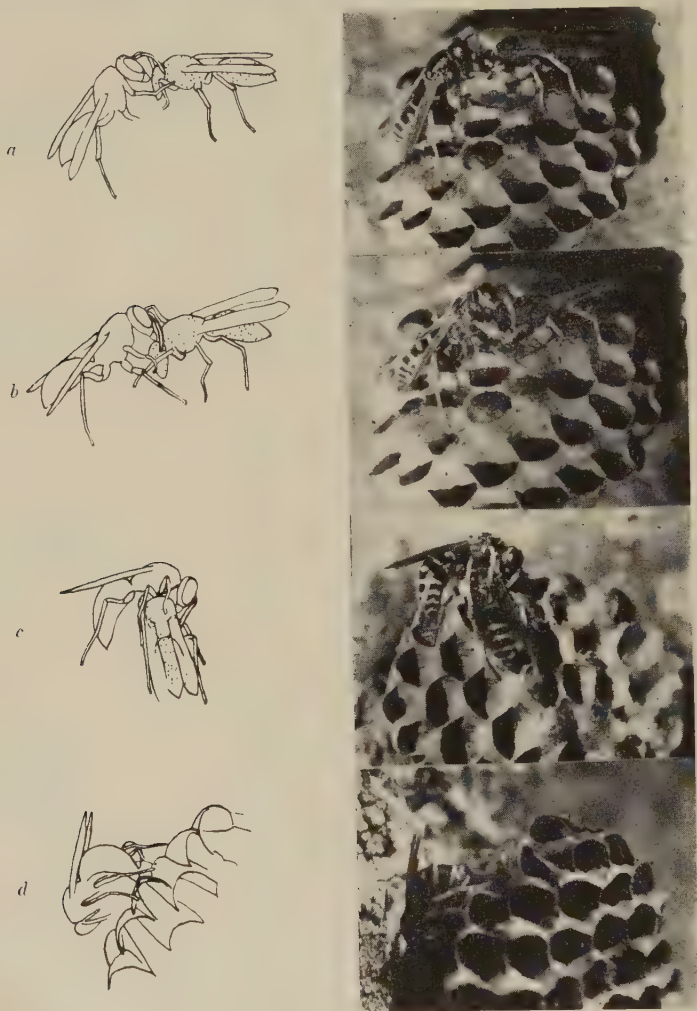


Abb. 6. — Ablauf der Dominanzreaktion von *S. atrimandibularis* (hell), z. T. aus getrennten Szenen kombiniert.

a) Beginn; b) das Bestreichen mit den Antennen wird intensiver; c) Aufreiten; d) Einkrümmen des Abdomens und Zielen des Stachels nach Nacken und Taille der Wirtswespe (punktiert), diese ist hinter die Wabe geflüchtet. (a-c) Montgenèvre 1957, (d) Audescio 1956.

wurde bisher nicht beobachtet. Weyrauch mutmaßte, daß die überaus kräftigen und besonders strukturierten Mandibeln der *Sulcopolistes*-Arten beim Kampf mit der Wirtskönigin die entscheidende Rolle spielten. Die absonderlich geformten Mandibeln faßte er geradezu als Anpassung an

solche Kämpfe auf. Für ebendasselbe Primat der Mandibelbewaffnung führten de Beaumont und Matthey außerdem die geringere Stechlust ihrer *Sulcopolistes*-♀♀ im Vergleich mit der jeweiligen Wirtsart an. Letztere Beobachtung ist aber nur insofern richtig, als legekräftige *Polistes*- und *Sulcopolistes*-♀♀ gewöhnlich träger als die ♂♂ sind. In Wirklichkeit besteht gar kein Unterschied im Gebrauch der Mandibeln. Ihre merkwürdige Form läßt sich durch Nichtgebrauch für den Nestbau entstanden denken. Skulpturen sind für luxuriierende Körperteile typisch.

Das erste Erscheinen an der Wabe und ihre Besetzung durch *S. atrimandibularis* habe ich in der Natur nicht erlebt. Derselbe Vorgang läßt sich jedoch leicht im Experiment reproduzieren, wenn man die *Sulcopolistes* Königin auf ein nicht usurpiertes Nest überträgt. Ende August 1956 habe ich mit 2 *atri*-Königinnen an Nestern von *P. bimaculatus* mehrere solcher Uebertragungen vorgenommen.

Ich hielt die Völker in kleinen Holzkästen (Abb. 7), deren Glasscheibe zum Schutz vor Vögeln nur einen Spalt weit zurückgeschoben war. Bei den Uebertragungsversuchen muß man diesen Spalt schließen, damit das hinzugesetzte Tier am Entkommen verhindert und eventuell zum Besetzen der Wabe veranlaßt wird.

Auf den *bimaculatus*-Nestern befanden sich zwischen 6 und 10 Arbeiterinnen. Zunächst wurde der unfreiwillige Eindringling in allen Fällen wütend überfallen und durch Umklammern, Beißen und Stechen zu vertreiben und zu töten gesucht. In keinem Falle jedoch ließ sich die hinzugesetzte *atri*-Königin einschüchtern, eine zugesetzte *bimaculatus*-Königin überlebt den Kampf häufig nicht. Regelmäßig wurde der Spieß nach wenigen Minuten umgedreht, die oben beschriebenen langsamen Stechaktionen setzten ein. Ein und dieselbe Königin habe ich auf diese Weise an einem Vormittag dreimal das Nest wechseln lassen. Stets gelang es ihr in weniger als einer halben Stunde, alle Nestbewohner zu Friedfertigkeit und Gehorsam zu zwingen. Es gelang auch sehr leicht, die Königinnen am jeweils neueroberten Nest — nach Öffnen des Käfigs — zum freien Aus- und Einfliegen zu gewöhnen.

Um zu prüfen, wie weit *S. atrimandibularis* wirtsspezifisch ist, habe ich Ende Juli 1957 eine Königin auf ein Nest von *P. nimpha* Christ übertragen. Im Gegensatz zu den Übertragungen auf *bimaculatus*-Nester endete dieser Versuch völlig negativ. Die *atri*-Königin schenkte dem Nest keine Beachtung. Bereits diese sehr nahe verwandte Wirtsart löst bei

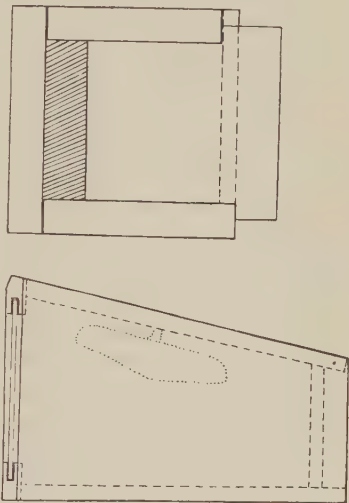


Abb. 7. — Vorder- (a) und Seitenansicht (b) der zur Haltung der Wespen benutzten Holzkäfige. Das Dach ist aufklappbar.

S. atrimandibularis keine Okkupationsstimmung mehr aus. Als auslösender Reiz kommt nach meinen Beobachtungen nur der Artgeruch in Betracht; morphologische und ethologische Unterschiede der einzelnen Wirtsarten bestehen praktisch nicht, während nestoekologische und geographische Verschiedenheiten sich als hierfür bedeutungslos erweisen. Der Befund in der Natur lehrt, daß *S. atrimandibularis* selektiv auf *P. bimaculatus* reagiert. *P. nimpha* gehört nicht zu ihren Wirten.

Der Schmarotzer wurde aber schon vor längerer Zeit in Sizilien (Messina) und in Aegypten gefangen, wo *Polistes bimaculatus* nicht vorkommt. Weyrauch vermutete deshalb, daß die Art im Süden auch bei *Polistes foederatus* Kohl parasitierte. In der Tat ist es mir gelungen, *S. atrimandibularis* als Parasit auf Nestern von *P. omissus* Weyrauch nachzuweisen (1).

Am 10.6.57 fand ich *S. atrimandibularis* bei Castrovillari am Fusse des Mte-Pollino (Kalabrien). Von den Wirtsarten gibt es dort nur *P. gallicus* und *P. omissus*. Der nächste bekannte (und südlichste) Fundort von *P. bimaculatus* in der Sila liegt ca. 70 km entfernt.

Auf 218 *omissus*-Nestern fand sich 2 mal ein ♀ von *S. atrimandibularis*. Beide Tiere waren auffallend klein. Die *omissus*-Königin fehlte auf beiden Nestern, dagegen befanden sich auf ihnen 5 bzw. 6 Arbeiterinnen. Das eine der *atri*-Weibchen konnte ich beim Legen beobachten. Die für *S. atrimandibularis* charakteristischen Dominationen sah ich diese beiden Königinnen jedoch nur andeutungsweise ausführen. Eines der parasitierten Nester war am nächsten Tag leider ausgeraubt. Die Schmarotzerkönigin des anderen Nestes wechselte nach 5 Tagen auf ein benachbartes Nest (1 m Entfernung) über, welches 1 Königin und 9 Arbeiterinnen enthielt. Auch auf diesem Nest fehlte fortan die *omissus*-Königin. Da mir die Schmarotzerkönigin dieses Nestes bei Versuchen entfloß, bleiben die Beobachtungen fragmentarisch. Es scheint so, als ob sich die süditalienische *S. atrimandibularis* im Verhalten von ihren nördlichen Artgenossen etwas unterscheidet. Ob *P. omissus* der ursprüngliche Wirt ist, oder ob sich beide Wirtsverhältnisse unabhängig voneinander entwickelt haben, läßt sich vorerst nicht entscheiden. Es könnte sein, daß *P. bimaculatus* aus den süditalienischen Gebirgen seit der durch Entwaldung eintretenden Wasserlosigkeit verschwindet und ihr Parasit sekundär auf *P. omissus* übergeht. In der völlig entwaldeten Montagna der Region von Messina fehlt *P. bimaculatus* nach meiner Untersuchung gänzlich, doch möchte ich annehmen, daß die Art dort ehemals vorhanden war.

4. — Verhalten der jungen ♂♂ und ♀♀ von *S. atrimandibularis*.

Das Verhalten der jungen ♂♂ und ♀♀ von *S. atrimandibularis* habe ich im Terrarium ausführlich beobachtet. Der Behälter mit einem parasitierten *bimaculatus*-Nest aus Audescio stand im Freien (bei München) und ent-

(1) *P. omissus* ist mit *P. foederatus* nahe verwandt, wenn nicht überhaupt identisch.

sprach in seiner Bepflanzung, Besonnung und Durchlüftung weitgehend den natürlichen Verhältnissen. Die nach und nach schlüpfenden Wespen wurden individuell markiert, soweit sie sich nicht nach Clypeus-Zeichnung usw. unterscheiden ließen. Beobachtet wurde von Ende August bis Ende Oktober 1956.

Genau wie bei *Polistes* schlüpfen die ♂♂ überwiegend vor den ♀♀. Die Männchen bekommen je nach der Temperatur nach etwa 5—10 Tagen grünliche Augen. Histologisch handelt es sich dabei um einen Schwund von Pigment aus den Haupt- und Nebepigmentzellen der Ommatidien (n. mündl. Mitteilung von Dr. Stockhammer-Göttingen). Eine ähnliche Erscheinung findet sich bei vielen Insektengattungen und soll angeblich die Fähigkeit erhöhen, rasche Bewegungen wahrzunehmen. Im Terrarium gingen der Beginn der Grünäugigkeit, das Interesse an ♀♀ der eigenen Art und die Rivalität zwischen den ♂♂ ungefähr gleichzeitig einher.

Die ♂♂ von *Sulcopolistes* sind wie die von *Polistes* untereinander äußerst unverträglich. Auf ihre Weise zeigen auch sie — gleich den Königinnen auf der Wabe — eine starke Rivalität. In der Beengung des Terrariums endeten die Verfolgungen und Beißereien der Männchen nicht selten mit dem Verlust von Fühlern oder Gliedmaßen. Auch von anderen Hymenopteren, *Anthophora* (Verhoeff, 1892) sind ähnliche Kämpfe beschrieben worden.

Im übrigen verläuft die Jugendzeit nach dem Ausschlüpfen bei ♂♂ und ♀♀ gleich. Nach etwa 10 Tagen gibt es Anzeichen der Geschlechtsreife. Die ♂♂ fixieren, verfolgen und stimulieren die ♀♀ unter erregtem Vorstrecken und Entrollen ihrer gekrümmten Antennen und umklammern sie zuletzt. Die Bewegungsfolgen sind jedoch nicht artspezifisch. Eine Begattung im Terrarium erfolgte trotz aller Versuche seitens der ♂♂ nicht; wahrscheinlich ist für die ♀♀ vorher Freiflug und Blütenbesuch nötig. Sicher findet die Paarung im Herbst statt, denn nach dem ersten Frost waren sämtliche ♂♂ tot.

Entwicklung zweier fast gleichalter Jungtiere (♂ u. ♀) von *Sulcopolistes atrimandibularis*:

♂

♀

- | | |
|--|--|
| 6.9. geschlüpft, schwarze Augen. | |
| 7.9. ventiliert auf d. Nest. | 7.9. geschlüpft. |
| 8.9. versucht <i>bimaculatus</i> -♀ zu begatten, wird abgewiesen. 1. Ausflug vom Nest. | 8.9. ventiliert auf d. Nest. |
| 10.9. besucht <i>Solidago</i> -Blüten, versucht erneut, <i>bimaculatus</i> -♀ zu begatten. | 10.9. erste Ausflüge v. Nest. |
| 16.9. Beginn d. Grünäugigkeit | |
| 18.9. Starke Rivalität gegen andere ♂♂. Erstes Interesse an ♀♀ der eigenen Art. | 18.9. wird zum 1. Mal von <i>atri</i> -♂ umworben. |
| 19.9. Zahlreiche Begattungsversuche an <i>atri</i> -♀♀. | 19.9. Erste Uebernachtung außerhalb d. Nestes. |
| | 4.10. Andeutungsweise „Dominieren“ der letzten <i>bimaculatus</i> -♀♀. |
| 26.10. Tot - erster Nachtfrost. | 26.10. Schwacher Frostwinterstarre. |

5. — Gibt es bei *S. atrimandibularis* eine rudimentäre Arbeiterkaste?

Weyrauch sah auf seinem in der Südschweiz gesammelten *atri.*-Nest neben normalen Weibchen 2 abnorm kleine Tiere. Er hielt sie für die zuerst geschlüpften und warf die Frage auf, ob es sich bei ihnen um eine rudimentäre Arbeiterkaste handeln könnte. In den Zuchten von de Beaumont u. Matthey schlüpften derartige „Zwergweibchen“ jedoch zuletzt. Sie glauben, daß es Hungerformen sind. Ich selber erhielt 1956 aus einem Nest nach einer Serie normal entwickelter Weibchen zum Schluß ebenfalls 2 kleine Tiere, 1 ♂ und 1 ♀. Sie glichen im Verhalten ganz ihren größeren Nestgeschwistern. Eine rudimentäre Arbeiterkaste gibt es bei *S. atrimandibularis* wohl nicht. Ganz leicht zu widerlegen ist eine solche Annahme allerdings nicht. Obwohl wir die kleinen *Sulcopolistes*-♀♀ nicht „arbeiten“ sehen, könnte es sich um Individuen handeln, welche ähnlich den « indvidus-β » von Deleurance (1952) aus Mangel an Reservestoffen keine oder nur eine kurze Ovarien- und Aktivitätshemmung (Diapause) erleiden. Fehlen der Diapause ist aber charakteristisch für die Arbeiterin.

6. — Vergleich des Verhaltens der ♀♀ von *Polistes* und *Sulcopolistes*.

Eine vergleichende Uebersicht der augenfälligsten Tätigkeiten der ♀♀ möge den Unterschied zwischen *Polistes* und *Sulcopolistes* noch einmal verdeutlichen. Die Tabelle gilt zugleich für die beiden noch folgenden Schmarotzerarten.

	<i>Polistes</i>	<i>Sulcopolistes</i>
♀	Holzmasse abschaben-bauen	
↑	Wasserholen-verspritzen	
	Beutefang-verfüttern	
	Beutefang	Beutefang
	Austausch flüss. Nahrung	Austausch flüss. Nahrung
	Ventilieren	Ventilieren
	Zellinspektion	Zellinspektion
↓	Legen	Legen
♀	Dominanzreaktionen	Dominanzreaktionen

Wirts- und Schmarotzerkönigin verhalten sich, von den Dominationsgebärden der *Sulcopolistes* abgesehen, völlig gleich. Der Unterschied besteht lediglich darin, daß das *Polistes*-♀ zu Anfang selber Arbeiter-Tätigkeiten verrichtet und sich auch später noch weitgehend zur Arbeiterin umstimmen läßt. Bei *Sulcopolistes* hingegen ist ein einseitiger Ausfall der höher spezialisierten Instinkte erfolgt und zugleich die Arbeiterkaste verschwunden. Zweifellos hängt dieser Ausfall mit der Dominanz des *Sulcopolistes*-♀ engstens zusammen. Pardi's Anschauung, von der zwingenden Logik der Deleurance'schen Versuche zunächst überführt und hinausgeworfen, kommt durch die Lücke in der Tabelle wie durch ein Hintertürchen wieder herein.

III. — *SULCOPOLISTES SEMENOWI* F. MORAWITZ1. — *Vorkommen und Oekologie.*

De Beaumont u. Matthey fanden 1944 diese Wespe bei Martigny im oberen Rhône-tal (Schweiz) 2 mal auf Nestern von *P. gallicus* L. parasitierend. Sie bestätigten die schon von Weyrauch geäußerte Vermutung, daß der Wirt von *S. semenowi* *Polistes gallicus* sei. Weitere biologische Daten wurden bisher nicht bekannt.

Meine Beobachtungen an *S. semenowi* betreffen 4 parasitierte Nester aus dem Champ de Bès (Basses-Alpes), August 1957. Ein einzelnes ♀ fing ich bei La Bégude (30 km südl. Digne) auf Wolfsmilchblüten (*Euphorbia*). Außer der bereits bekannten Wirtsart *P. gallicus* L. stellte ich als einen weiteren Wirt *Polistes nimpha* Christ fest. *Sulcopolistes semenowi* hat am gleichen Ort 2 Wirte.

Ueber den zahlenmäßigen Befall der Nester im Champ de Bès mit *S. semenowi* war kein zuverlässiges Bild zu erhalten. Sowohl *P. gallicus* als auch *P. nimpha* nisten dort ungemein verborgen. Am Wasser erschienen diese Arten zahlreich, ihre Nester habe ich jedoch erst nach mühsamer Suche entdeckt: *Gallicus* nistete unter Steinhäufen, *nimpha* dagegen unter den römischen Dachziegeln und mit Vorliebe in hohlen Mauersteinen. Man kann ihnen dort nur schwer beikommen.

Von 4 *gallicus*-Nestern waren 2 parasitiert }
 Von 6 *nimpha*-Nestern waren 2 parasitiert } = 40 %

Trotz dieser wenigen Funde hat man den Eindruck, daß der Befall der Nester mit *S. semenowi* im Champ de Bès sehr erheblich war.

Die 4 befallenen Nester waren recht unterschiedlich entwickelt.

Nr. 1 (*gallicus*) 150 Zellen, mit 1 *semenowi*-♀, 7 *gallicus*-♀♀ und 1 *gallicus*-Königin (1.8.57).

Nr. 2 (*nimpha*) 50 Zellen, mit 1 *semenowi*-♀, 3 *nimpha*-♀♀ und 1 *nimpha*-Königin (2.8.57).

Nr. 3 (*nimpha*) 30 Zellen, mit 1 *semenowi*-♀ und 1 *nimpha*-Königin (2.8.57).

Nr. 4 (*gallicus*) 250 Zellen, mit 24 *gallicus*-♀♀, teilweise sehr abgeflogen, sodaß sich eine etwaige Königin nicht mehr identifizieren ließ. Auf diesem Nest schlüpfen bereits zahlreiche *semenowi*-♂♂ und ♀♀ (9.8.57).

Der verschiedene Entwicklungszustand der Nester zeigt an, daß sich der Zeitpunkt der Okkupation durch den Schmarotzer in ziemlich weiten Grenzen bewegt, wo es ein Klima mit langem Sommer und viel Sonne gestattet. In den Basses-Alpes ist dies in hohem Maße der Fall.

Alle Nester, ausgenommen vermutlich das weit vorausentwickelte Nest Nr. 4, enthielten neben dem *semenowi*-♀ noch die Wirtskönigin. Diesen Wesenszug im Verhältnis zum Wirt hat *S. semenowi* mit *S. atrimandibularis* gemeinsam. Allerdings fand Matthey unter dem einen seiner *semenowi*-

Nester einen « thorax desséché » und meinte, daß er wahrscheinlich der *gallicus*-Königin angehört habe. Demnach mögen auch Ausnahmen vorkommen. Das Verhalten der Königinnen von *S. semenowi* und *S. atrimandibularis* ist aber offenbar darauf zugeschnitten, daß die Wirtskönigin nach der Okkupation möglichst auf der Wabe bleibt.

2. — Verhalten der *semenowi*-Königin.

Bei allen 3 *semenowi*-♀♀ beobachtete ich die Dominationen. Sie verhielten sich darin völlig gleich. Die Dominationsgebärden sind denen von *S. atrimandibularis* sehr ähnlich. Ein Unterschied besteht aber darin, daß alle Bewegungen, besonders die der Fühler, viel temperamentvoller und rascher sind. Das eigenartige Bestreichen der Wirtswespe mit den Fühlern, wie es *S. atrimandibularis* übt, ist bei *S. semenowi* in ein heftiges Fühler-schlagen verwandelt. Das langsame Aufreiten wird bei *S. semenowi* mehr zum raschen Ueberkriechen. Zunächst glaubte ich, daß die Geschwindigkeit der Dominationsreaktionen von der Temperatur beeinflusst würde, derart, daß der Unterschied zu den Dominationsgebärden von *S. atrimandibularis* in Wirklichkeit nur ein scheinbarer sei. Beim Experimentieren mit der Königin von Nest Nr. 1 Ende August in München ergab sich jedoch bei geringeren Temperaturen, daß das rasche Temperament für *S. semenowi* charakteristisch ist. Darin ähnelt die Art bereits *S. sulcifer*.

Auch das *semenowi*-♀ dominiert vor allem die Wirtskönigin. Ein spezieller Geruch, der etwa die Königin von den Arbeiterinnen unterscheidet, spielt dabei keine Rolle, er existiert offenbar nicht. Optisch wahrgenommene Aktivität löst die Dominationen aus. Dies zeigt sich, wenn man das Schmarotzer-♀ auf ein Nest bringt, von dem die Wirtskönigin vorher entfernt wurde. Sogleich fixiert sie die beweglichsten Tiere. Bei starker Erregung kann es zum Extrem kommen: wer sich auf der Wabe rührt, wird augenblicklich dominiert. Sekundär jedoch scheint die dominante Wespe nach dem 1. Treffen ihre hartnäckigsten Gegner auch am Individual-Geruch zu erkennen. Sie sucht diese nämlich mit weit vorge-streckten Fühlern immer wieder auf, um sie von neuem zu dominieren (vergl. Abb. 5 b).

3. — Verhalten der Wirtskönigin.

Die durch den Parasiten vom Legegeschäft abgedrängte Wirtskönigin übernimmt in verstärktem Maße die Tätigkeit einer Arbeiterin. Sehr schön war dies an dem Nest Nr. 2 zu beobachten. Normalerweise verläßt eine Königin ihr Nest nur zu kurzen Ausflügen. Diese *nimpha*-Königin dagegen flog unablässig aus, um Wasser, seltener Baumaterial heranzubringen. Zur gleichen Zeit legte das *semenowi*-♀ in das *nimpha*-Nest.

Noch drastischer war eine solche Arbeitsteilung auf dem kleinen Nest Nr. 3 zu beobachten. Daß das Erlöschen der Legetätigkeit der dominierten Wirtswespe trophische Ursachen hat, wie Pardi für die Differenzierung polygynen Nistgesellschaften annahm, ist bei einem Verband von nur 2 Königinnen ausgeschlossen. Spielt die verminderte Ernährung der Wirtswespe dabei irgendeine Rolle, ist sie erst die Wirkung der Dominanz. Ich bin geneigt, die Rivalität als das *primum movens* der sozialen Differenzierung anzusehen und sie grundsätzlich an den Anfang derartiger Ueberlegungen zu stellen.

Wie bei den *nimpha*-Nestern war auch auf Nest Nr. 1 die *gallicus*-Königin zur aktivsten Arbeiterin geworden. Die Nester Nr. 1 und 4 habe ich noch 4 Wochen lang unter Kontrolle gehalten. Mit der reproduktiven Rolle der *gallicus*-Königinnen war es in der Tat zu Ende gewesen. Außer den bereits vorhanden gewesenen *gallicus*-♀♀ ist kein einziges ♂ oder ♀ von *P. gallicus* mehr geschlüpft.

4. — Probleme in den Wirtsverhältnissen von *S. semenowi*.

Die Tatsache, daß *S. semenowi* am gleichen Ort sowohl bei *P. gallicus* als auch bei *P. nimpha* schmarotzt, wirft mehrere Fragen auf. Die Nester beider Arten haben die gleiche Zellenweite und finden sich zuweilen nebeneinander im selben Versteck, unter dem gleichen Dach. Ist das Benutzen verschiedener Wirte eine zufällige Verirrung, oder ist es normal? Geht diese Art vielleicht gegenwärtig von dem einen auf einen anderen Wirt über? Welches wäre dann der ursprüngliche Wirt?

Am 2.8.57 habe ich die *semenowi*-Königin des *gallicus*-Nestes auf ein *nimpha*-Nest übertragen, desgleichen die *semenowi*-Königin eines *nimpha*-Nestes auf ein *gallicus*-Nest. Hier der Verlauf des ersten Versuches.

Im Zuchtkästchen ein *nimpha*-Nest mit 6 ♀♀.

Semenowi-♀ von *gallicus*-Nest Nr. 1 wird hineingesetzt. Dieses wittert sofort mit den Antennen nestwärts. Fixierbewegungen, geht auf das Nest, wird von *nimpha*-♀♀ wütend angefallen, besiegt alle ♀♀ — soweit sie aggressiv sind — umklammert, stechend und beißend am Boden, entert danach sofort wieder die Wabe. Affinität zu *nimpha* ist sichtlich sehr groß.

Hochinteressant ist auch der 2. Versuch :

Semenowi-♀ von *nimpha*-Nest Nr. 2 auf ein großes *gallicus*-Nest gesetzt. Um es ihm „leicht zu machen“, sind dem Nest nur 3 ♀♀ und 2 ♂♂ belassen worden. *Gallicus*-♀♀ beißen *semenowi*-♀ wütend weg. Der Versuch ist negativ, bis zum Abend ist *semenowi*-♀ nicht auf das Nest gegangen. — Am Morgen des 3. 8. ist *semenowi*-♀ doch auf dem Nest, von den 3 ♀♀ nicht mehr behelligt. Bei Zusatz einer Königin von *S. atrimandibularis* (auf Art- und Gattungsgenossen reagieren *Sulcopolistes*-♀♀ äußerst heftig) erweist sich, daß *S. semenowi* Herrin des Nestes geworden ist. Fixierbewegungen und Vorstöße gegen *atrimandibularis*-♀, auch von Seiten der *gallicus*-♀♀. Sowie diese jedoch wilder werden, konsequentes Dominieren (Verfolgen, Fühlertrillern, Aufreiten, Stechintentionen) durch das *semenowi*-♀. *Semenowi*-♀ von nun an freifliegend auf dem *gallicus*-Nest, ist demnach bei *nimpha* und *gallicus* gleich gut zu Hause.

Beide Nester wurden von den zugesetzten Schmarotzerköniginnen also angenommen. Das *gallicus*-Nest stammte aus einem oberitalienischen Ort (Pianico), das *nimpha*-Nest stammte aus Südtirol. Wahrscheinlich ist der Artgeruch auch bei weit voneinander entfernten Populationen unverändert. Ein Uebertragungsversuch von *S. semenowi* auf ein Nest von *P. associus* Kohl aus Sperlonga am 28. 5. 57 in München glückte nicht. *Polistes nimpha* Christ dagegen ist zweifellos reguläre Wirtsart von *S. semenowi*.

Bei *Polistes gallicus* schmarotzt neben *Sulcopolistes semenowi* auch *S. sulcifer*. Man möchte aber daran zweifeln, ob sich auf ein und derselben Wirtsart, d. h. in der gleichen ökologischen Nische, 2 verschiedene Schmarotzer entwickelt haben. Viel näher liegt die Annahme, daß jede der beiden Arten sich ursprünglich auf einer getrennten Wirtsart entwickelt hat. Es gibt dafür einen Hinweis. *S. semenowi* und *S. sulcifer* sind zwar weit über das Mediterrangebiet verbreitet, doch im Einzelnen schließen sich die Vorkommen beider Arten nahezu aus (vergl. Karte). In den Bereichen von *S. sulcifer* ist *P. gallicus* die überwiegende oder einzig vorhandene Wirtsart. In den Gebieten von *S. semenowi* dagegen herrscht bei weitem *P. nimpha* vor. Im großen Maßstab wird dieses beim Vergleich von Oberitalien (*gallicus*) und Südfrankreich (*nimpha*) deutlich. Eine Gegenüberstellung der *Polistes*-Faunen von *Sulcopolistes*-Fundorten ergibt das gleiche Bild. Die nachstehende Liste enthält nur Arten, die ich selber gesehen und nur Fundorte, die ich selbst besucht oder entdeckt habe (Ausnahme Valle de Ordesa). Die Reihenfolge der Arten entspricht ungefähr ihrer Häufigkeit.

Die *Polistes*-Faunen in den Bereichen von *S. semenowi* und *S. sulcifer*:

<i>S. semenowi</i> .	<i>S. sulcifer</i> .
Aosta : <i>nimpha</i> .	Camigliatello (Sila) : <i>gallicus</i> .
Oberes Rhône-tal (Wallis) : <i>nimpha</i> , <i>gallicus</i> , <i>bimaculatus</i> .	Castrovillari : <i>omissus</i> , <i>gallicus</i> .
Champ de Bès (Basses-Alpes) : <i>nimpha</i> , <i>gallicus</i> , <i>omissus</i> , <i>bimaculatus</i> .	Sperlonga : <i>foederatus</i> , <i>gallicus</i> , <i>associus</i> .
La Bégude : <i>nimpha</i> , <i>gallicus</i> , <i>omissus</i> .	Corna, Lóvere u. Pianico : <i>gallicus</i> .
Salin de Badon (Camargue) : <i>nimpha</i> .	
Fréjus (1) : <i>nimpha</i> .	
Valle de Ordesa (Pyrenäen) : <i>bimaculatus</i> , <i>nimpha</i> , <i>gallicus</i> (nach Senckenberg-Sammlung).	

Der auffallende Unterschied zwischen den *Polistes*-Faunen läßt vermuten, daß das Vorkommen der beiden Schmarotzerarten ursprünglich mit der Verbreitung zweier Wirtsarten zusammenhängt. Der Liste nach zu urteilen, wäre *P. nimpha* die eigentliche Wirtsart von *S. semenowi*. Falls dies stimmt, könnte man fragen, warum geht *S. semenowi* auf *P. gallicus* über?

(1) Berland (1942) glaubte in einem ♂ von Fréjus *S. sulcifer* vor sich zu sehen. Da am gleichen Ort eine Anzahl *semenowi*-♂♂ gefangen wurden und die ♂♂ beider Arten äußerst ähnlich sind, hat es sich höchstwahrscheinlich gleichfalls um *S. semenowi* gehandelt. *S. sulcifer* ist aus Frankreich sonst gänzlich unbekannt.

Möglicherweise ist die fortschreitende Entwicklung zur Polygynie bei *P. nimpha* daran Schuld. Die Art nistet im Süden ausschließlich unter Dächern, was Polygynie sehr begünstigt. Es sind kaum noch natürliche Niststätten von *P. nimpha* bekannt. In der Durance-Ebene und in der Camargue sah ich Nester von ca. 800 Zellen, ohne Zweifel polygynen Ursprungs. Solche volkreichen Nester meidet *Sulcopolistes*, vermutlich, weil sie kaum zu erobern sind. Bezeichnenderweise waren von den 6 im Champ de Bès gefundenen *nimpha*-Nestern gerade die beiden kleinsten parasitiert. Die im Süden meist frei angelegten Nester von *P. gallicus* sind dagegen durchweg monogyn und gelangen kaum je über 250 Zellen hinaus (Bestimmte Populationen machen davon Ausnahmen). Die Entwicklung des Brutparasitismus von *S. semenowi* scheint in Richtung des geringsten Widerstandes weiterzugehen.

5. — Schlupffolge und Verhalten der jungen ♂♂ u. ♀♀.

Auf den reichlich mit Brut versehenen *gallicus*-Nestern Nr. 1 und Nr. 4 schlüpften nach und nach zahlreiche *semenowi*-♂♂ und ♀♀. Für Rudimente einer Arbeiterkaste ergab sich kein Anhaltspunkt. Männchen und Weibchen schlüpften sehr deutlich nacheinander. An Nest Nr. 4 (Abb. 8) läßt sich das veranschaulichen. Die leeren Zellen entsprechen ziemlich genau der Zahl der geschlüpften ♂♂, aus den gedeckelten Zellen krochen fast nur noch ♀♀ aus. Die Entwicklung schreitet von innen nach außen fort, zuweilen sogar in 2 Wellen, wie auf dem abgebildeten Nest. Dies Nest lieferte rund 100 *semenowi*-♀♀. Eine solche Zahl dürfte ausreichen, um im folgenden Jahr sämtliche Wirtsnester der Umgebung zu infizieren. Ich bin überzeugt, daß die *Sulcopolistes*-Arten am Massenwechsel ihrer Wirtsarten wesentlich beteiligt sind.

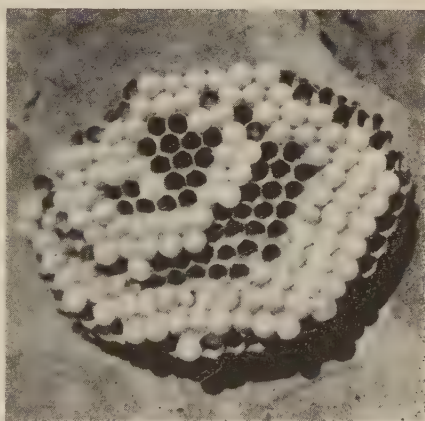


Abb. 8. — Ein von *S. semenowi* parasitiertes *gallicus*-Nest. Die gedeckelten Zellen entsprechen ziemlich genau den später geschlüpften ♀♀. Die ♂♂ (leere Zellen innerhalb der beiden Brutkränze) sind fast vollzählig geschlüpft. Champ des Bès, 9.8.57.

Die Beobachtung des Verhaltens junger *semenowi*-♂♂ und ♀♀ erbrachte keine Besonderheiten gegenüber dem von *S. atrimandibularis*. Charakteristisch war wiederum die starke Rivalität unter den ♂♂. Eine Paarung im Terrarium zu erzielen, ist wie bei *S. atrimandibularis* nicht geglückt.

IV. — *SULCOPOLISTES SULCIFER* ZIMM.1. — *Vorkommen und Oekologie.*

Weyrauch bewies als erster die Schmarotzernatur von *S. sulcifer* (Abb. 1). Er entdeckte 1936 in der Po-Ebene ein *sulcifer*-♀ auf einer *gallicus*-Wabe, aus welcher im September nur noch ♂♂ und ♀♀ von *S. sulcifer* schlüpften. Giordani Soika (zit. nach Guiglia, 1948) fand am Mte. Circeo ein *gallicus*-Nest, auf welchem sich beide Spezies, *gallicus* und *sulcifer* befanden; auch auf diesem Nest schlüpften später nur noch Exemplare von *S. sulcifer*. De Beaumont u. Matthey berichteten 1945 über 2 von *S. sulcifer* parasitierte *gallicus*-Nester aus der Südschweiz.

Meine Beobachtungen an *S. sulcifer* erstrecken sich auf insgesamt 17 parasitierte Nester, die ich 1957 im Juni bei Castrovillari (Kalabrien) und Sperlonga (Mittelitalien) und im Juli bei Corna, Lóvere und Pianico (Val Camonica, Oberitalien) entdeckte. Die Wirtsart war fast in allen Fällen *Polistes gallicus*. In zwei Ausnahmefällen befanden sich die *sulcifer*-♀♀ auf Nestern von *P. omissus* (Castrovillari). Dies abweichende Verhalten konnte bei dem einen Nest eindeutig erklärt werden.

An keinem der genannten Orte war *P. gallicus* besonders häufig. Die Anzahl der von *S. sulcifer* befallenen Nester ist darum bemerkenswert.

Castrovillari :	von 15 <i>gallicus</i> -Nestern	10 paras.	= 66,6 %
Sperlonga :	— 2 — —	1 —	= 50 %
Corna, Lóvere u. Pianico :	— 6 — —	4 —	= 66,6 %

An vielen anderen Orten sah ich Kolonien von *Polistes gallicus* ohne die Schmarotzerart. Es ist daher unangebracht, aus der Tabelle auf einen annähernd konstant bleibenden Befall zu schließen; er schwankt vielmehr von Null bis zum Extrem. Bei Castrovillari, wo *P. omissus* im gleichen Biotop (Felsenheide, Macchia) sehr häufig ist, hatte ich den Eindruck, daß die Population von *P. gallicus* gegenwärtig geradezu aufgerieben wird. Für den beginnenden Mangel an Wirtsnestern ist der Fund zweier *sulcifer*-♀♀ auf *omissus*-Nestern bezeichnend.

Von 15 <i>gallicus</i> -Nestern	10 parasitiert.
Von 218 <i>omissus</i> -Nestern	2 parasitiert.

Die Seltenheit der Sulcopolistinen wurde bisher damit erklärt, daß sie überhaupt nur dort vorkommen könnten, wo ihre Wirtsart hinreichend häufig ist. Aus diesem Grunde hoffte ich, den Sulcopolistinen in den Oasen Südtunesiens, Tozeur und Nefta, zu begegnen, wo *P. gallicus* massenhaft vorkommt. Indessen scheinen die Sulcopolistinen dort völlig zu fehlen (vergl. Karte, Abb. 2) das ist wohl der Grund für die extreme Häufigkeit von *P. gallicus*.

Bis auf eines waren alle befallenen Nester klein (35—70 Zellen) und unzweifelhaft monogynen Ursprungs. Nur dasjenige von Pianico mit 300

Zellen und 25 ♀♀ machte hiervon eine Ausnahme. Dieses Nest muß deshalb gesondert erwähnt werden, weil auf ihm später nur *gallicus*-Brut schlüpfte. Das *sulcifer*-♀ hingegen hatte keine Nachkommenschaft. Möglicherweise ist es zu spät auf diesem Nest erschienen und hat sich gegen die zahlreichen Bewohner nicht mehr durchgesetzt.

Der Zeitpunkt, wann das *sulcifer*-♀ auf der Wabe erscheint, ließ sich bei den Nestern von Castrovillari annähernd bestimmen. Unter den 10 Nestern enthielten am 11. Juni :

2 Nester : 1 <i>sulcifer</i> -♀,	0 <i>gallicus</i> , Brut.
6 Nester : 1 <i>sulcifer</i> -♀,	1 <i>gallicus</i> -♀, Brut.
1 Nest : 1 <i>sulcifer</i> -♀,	2 <i>gallicus</i> -♀♀, Brut.
1 Nest : 1 <i>sulcifer</i> -♀,	4 <i>gallicus</i> -♀♀, Brut.

2 Nester waren demnach eben erst von *sulcifer* besetzt worden. Bei den übrigen Nestern lag der Zeitpunkt der Inbesitznahme schätzungsweise 1—2 Wochen zurück. Den Versuche einer Okkupation eines *gallicus*-Nestes mit 1 Königin konnte ich am 15. 6. in der Natur direkt beobachten (vergl. weiter unten). Der Termin bewegt sich also auch bei dieser Art nicht in engen Grenzen. Die Hauptinvasionszeit dürfte Anfang Juni gewesen sein.

Wie *S. atrimandibularis* und *S. semenowi* erobert offenbar auch *S. sulcifer* — zumindest in manchen Fällen — bereits vor dem Schlüpfen der ersten Arbeiterin das Nest. Jedoch im Unterschied zu den beiden anderen Arten verdrängt sie die Wirtskönigin. Die Eroberin lebt dann für kurze Zeit allein auf der Wabe.

Unter einem der beiden Nester, die nur das *sulcifer*-♀ enthielten, lag der wenige Tage alte Kadaver einer *gallicus*-Königin. Sonst habe ich unter keinem der parasitierten Nester ein getötetes *gallicus*-♀ gefunden. Es ist bemerkenswert, daß die Wirtskönigin neben dem Weibchen von *S. semenowi* auf dem Nest bleibt. Das Zusammenleben mit dem viel stärkeren und temperamentvolleren Weibchen von *S. sulcifer* ist der *gallicus*-Königin aber anscheinend unmöglich.

2. — Das Schmarotzerverhalten von *S. sulcifer*.

Auf der von *S. sulcifer* besetzten Wabe versuchen alsbald die frisch-geschlüpfen *gallicus*-♀♀, den Rang der verschwundenen Königin einzunehmen. Sie werden jedoch von dem *sulcifer*-♀ unterdrückt, so daß keine Drohnemütterchen entstehen, was sonst auf Nestern, denen eine befruchtete Königin fehlt, stets der Fall ist. Das Dominationsverhalten von *S. sulcifer* ist charakteristisch und weicht von dem der Arten *S. atrimandibularis* und *S. semenowi* merklich ab. Das *sulcifer*-♀ erhebt sich von vorn oder seitlich über die *gallicus*-Wespe und leckt und bekaut bei sehr lebhaftem Fühlerschlag deren Kopf und Thorax, vornehmlich hinter Wangen und Taille. Das so unterdrückte Individuum rührt sich nicht

(Abb. 9, zum Vergleich Abb. 10). Ein Aufreiten und Bedrohen mit dem Stachel wie bei den anderen beiden Arten habe ich bei *S. sulcifer* gegenüber ihrer Wirtsart nicht bemerkt.

Sulcopolistes sulcifer war die einzige Art, bei der ich den Versuch einer

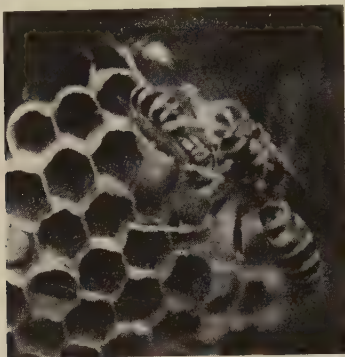


Abb. 9. — Dominationsverhalten von *S. sulcifer* (hell) : Umklammern, Lecken und Bekauen von Kopf und Thorax der Wirtswespe (punktiert), hier ausnahmsweise mit ventilieren Verbunden. Akinese der Wirtswespe ! Castrovillari, 14.6.57.

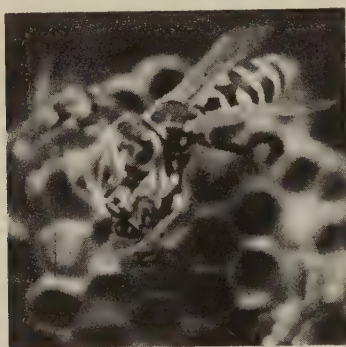


Abb. 10. — Zum Vergleich mit Abbildung 9 hier eine normale Fütterungsreaktion. Beide Partner betriellern sich lebhaft, die Wirtswespe fällt nicht in Akinese. Castrovillari.

Nest-Okkupation in Natur miterleben konnte. Zunächst habe ich den Kampf experimentell herbeigeführt.

In einem kleinen Käfig zum Aus- und Einfliegen, durch eine Glasscheibe verschließbar, befindet sich ein *gallicus*-Nest mit einer Königin und bereits gedeckelter Brut. Am 11.6.57 setze ich ein *sulcifer*-♀ hinzu und beobachte durch das Glas: *Sulcifer* schlägt sehr rasch mit den vorausgestreckten Antennen, wittert das Nest. *Gallicus*-♀ hat den Fremdling im Kasten auch schon bemerkt, sitzt hochaufrichtet, mit offenen Mandibeln und weitgespreizten Antennen auf der Wabe. *Sulcifer*, noch unsicher, nähert sich von der Kastenwand her, *gallicus* stößt mehrmals wütend vor, löst sich darauf vom Nest und stürzt sich auf *sulcifer*, umklammert, beißt, versucht zu stechen. Beide wälzen sich am Boden des Kastens. *Sulcifer* wehrt sich kräftig, beißt, versucht ebenfalls einen tödlichen Stich anzubringen. *Gallicus* entkommt, besetzt das Nest, *sulcifer* sucht jetzt zielstrebig das Nest zu erreichen, wird erneut äußerst heftig von *gallicus* angegriffen. Umklammert liegen sie am Boden, beißend und stechend. Seit Kampf-

beginn sind etwa 3 Minuten vergangen. Plötzlich ändert sich das Verhalten von *gallicus*. Sie läßt ab, flieht, geht nicht mehr auf das Nest. *Sulcifer* besetzt sofort die Wabe und beginnt, die Zellen zu inspizieren. Die besiegte und an der Flucht gehinderte *gallicus*-Königin stellt sich anderntags wieder auf der Wabe ein, von nun an furchtsam und friedfertig.

Mit demselben Nest machte ich am 17.6.57 einen zweiten Versuch: Auf dem Nest befinden sich 4 inzwischen geschlüpfte *gallicus*-♀♀ ohne die Nestgründerin. Ich setze ein *sulcifer*-♀ dazu. Es ist sichtlich stark behindert durch ein verkrüppeltes, unbewegliches Mittelbein. Die dominante Arbeiterin empfängt *sulcifer* auf der Wabe, hochauferichtet greift *gallicus* an, verteidigt sich *sulcifer*, wüste Beiße rei auf beiden Seiten. Erst nach einigen Minuten, recht langsam, wird *sulcifer* aggressiv und behauptet sich auf der Wabe. Die Arbeiterinnen wagen noch kleine Vorstöße, *sulcifer* beginnt mit den Dominationen, eigentliche Kämpfe finden nicht mehr statt.

Ein drittes Mal konnte ich den Kampf zwischen *sulcifer* und *gallicus* direkt im Freiland beobachten. Am 15.6.57, 11⁰⁰ sehe ich, wie ein kleines *gallicus*-Nest in einem niederen *Cistus*-Busch von einem *sulcifer*-♀ umschwärmt wird. Die *gallicus*-Königin, einzige Bewohnerin der Wabe, wirft sich der *sulcifer* entgegen, verfolgt sie im Flug und versucht sie aus der Nähe des Nestes zu vertreiben. Als ich mich niederbeuge, um besser beobachten zu können, flüchtet die *gallicus*-Königin, *sulcifer* besetzt darauf sofort die Wabe. Nach einigen Minuten kehrt die *gallicus*-Königin zurück und greift das *sulcifer*-♀ so heftig an, daß es schließlich davon fliegt.

Aus den geschilderten 3 Beobachtungen geht hervor, daß es eine besondere Kampfweise mit den Mandibeln auch bei *S. sulcifer* nicht gibt. Parasit und Wirtskönigin bekämpfen einander in der gleichen Weise durch Umklammern, Beißen und Stechen. Den Sieg entscheidet meist die überlegene Größe und Stärke des *sulcifer*-♀. Daß dagegen schon eine geringe physische Behinderung — das abgestorbene Mittelbein — die natürliche Überlegenheit der *sulcifer* schwächt, daß ferner auch die *gallicus*-Königin Sieger bleiben kann, lehren die beiden letzten Beispiele. Beispiel 1 zeigt, daß die Wirtskönigin nicht notwendigerweise getötet wird, daß sie sich vielmehr auf der Wabe unterordnet, wenn ihr die Möglichkeit zur Flucht genommen ist. In der Natur wird die überwundene Königin wohl das Weite suchen.

Einmal traf ich ein einzelnes lebendes *gallicus*-♀ auf einer *omissus*-Wabe an. Einer ihrer Fühler war abgebissen. Ich nehme an, daß es sich um eine von *sulcifer* vertriebene Königin handelte, die nun ihrerseits ein Nest der schwächeren *P. omissus* okkupiert hatte.

Dies, am 15.6. entdeckte *omissus*-Nest wurde dadurch interessant, daß sich auf ihm zwei Tage später an Stelle des *gallicus*-♀ ein *sulcifer*-♀ vorfand, nebst zweien frischgeschlüpften *omissus*-Arbeiterinnen und einer *omissus*-Königin. In der Nachbarschaft, etwa 100 m im Unkreis, gab es außer diesem noch mehr als 130 *omissus*-Nester, ferner 3 nicht parasitierte Nester von *P. gallicus*, darunter jenes, an welchem am 15.6. der *sulcifer*-Angriff abgeschlagen worden war. Das *sulcifer*-♀ auf diesem *omissus*-Nest war das Individuum mit dem abgestorbenen Mittelbein.

Aus dem sonderbaren Befund lassen sich vier Schlüsse ziehen :

1. Das *sulcifer*-♀ hat unter mehr als 130 *omissus*-Nestern dasjenige mit der *gallicus*-Königin ausgewählt. Es läßt sich auf der Suche nach einem Wirtsnest höchstwahrscheinlich nur vom Geruch eines *gallicus*-♀ leiten.

2. Das *sulcifer*-♀ hat keines der 3 normalen *gallicus*-Nester erobert. Durch das funktionslose Mittelbein geschwächt, hat es lediglich das bereits einmal vertriebene, einfühlerige *gallicus*-♀ überwinden können. Bei dem oben geschilderten erfolglosen Okkupationsversuch an einem der 3 benachbarten *gallicus*-Nester 2 Tage zuvor hat es sich möglicherweise um das gleiche *sulcifer*-♀ gehandelt.

3. Nach dem Verschwinden der ihr überlegenen *gallicus*-Königin ist die *omissus*-Königin auf ihr altes Nest zurückgekehrt. Dies muß angenommen werden, weil die durch Unfall der Königin oder durch Ausraubung mutterlos gewordenen Nester stets verlassen bleiben. Gegen das *sulcifer*-♀ verhält sich die *omissus*-Königin im Gegensatz zu *P. gallicus* nahezu indifferent. Ich hatte den Eindruck, als betrachte sie den Eindringling mehr als ein "unvermeidliches Uebel", Aggressivität gegen das *sulcifer*-♀ beobachtete ich nicht. Es wäre denkbar, daß ebenso wie den *Sulcopolistes* die Kenntnis ihrer Wirtsart, den *Polistes* die Kenntnis ihrer spezifischen Schmarotzer bereits angeboren ist.

4. Weder auf diesem noch auf einem 2. parasitierten *omissus*-Nest, dessen Vorgeschichte nicht bekannt ist, konnte ich die *sulcifer*-♀♀ beim Legen beobachten. Die *omissus*-Zellen sind für das massige *sulcifer*-♀ viel zu eng. Selbst eingetrocknete Sammlungsexemplare lassen sich kaum in sie hineinzwängen. Die am Legen offenbar verhinderten *sulcifer*-♀♀ entwickelten auf den *omissus*-Nestern mit aufgeregtem Umherrennen und Ventilieren eine eigenartige Aktivität. Insbesondere sah ich sie dauernd die geschäftigsten *omissus*-Individuen dominieren. Es ist möglich, daß dadurch auch die *omissus*-Königinnen im Legegeschäft gehemmt wurden, ich beobachtete sie dabei nicht. Keinesfalls aber kommt *S. sulcifer* auf solchen Nestern zur Fortpflanzung. Es ist sicher, daß *P. omissus* nicht zu ihren Wirten gehört.

Obwohl *S. sulcifer* auf keiner weiteren Wirtsart gefunden wurde, habe ich doch noch einen Versuch mit einem Nest von *P. nimpha* gemacht.

Am 21.7.57 setze ich ein *sulcifer*-♀ zu einem reich bevölkerten *nimpha*-Nest. Die ♀♀ behandeln das *sulcifer*-♀ nicht mit solcher Wut wie die ♀♀ von *P. gallicus* es tun, sondern kämpfen anscheinend nur notgedrungen und lassen bald ab. *Sulcifer* ist ohne Okkupationsstimmung. *Nimpha*-♀♀ werden von mir daraufhin auf 3 Individuen reduziert. Doch selbst bis zum nächsten Morgen hat *sulcifer* die Wabe nicht in Besitz genommen.

Ein einzelner derartiger Versuch ist nicht absolut beweiskräftig, weil unter Umständen bei den Versuchstieren ein durch das Fangen vorher erlittener Schock eine Rolle spielen kann (Vergl. Versuch Nr. 2 vom 2.8. bei *S. semenowi*). Immerhin ist auch die relativ geringe Erregung der *nimpha*-♀♀ bemerkenswert. Ein zur gleichen Zeit und unter gleichen Bedingungen ausgeführter Uebertragungsversuch eines anderen *sulcifer*-♀ auf ein Nest von *P. gallicus* verlief sofort positiv. Daß *S. sulcifer* auch bei *P. nimpha* parasitiert, ist demnach zumindest unwahrscheinlich.

V. — DIE STELLUNG DER SULCOPOLISTINEN IM SYSTEM. ZUR FRAGE IHRER ENTSTEHUNG

Jede der 3 Schmarotzerarten hat ihren eigenen Wirt oder Kreis von Wirten. Das Verbreitungsgebiet unserer Sulcopolistinen über Nordafrika, Persien und Turkmenien hinaus ist noch unbekannt, wir wissen daher nicht, wie weit sich ihr Vorkommen mit jenem der *Polistes-gallicus*-Gruppe (*P. gallicus*, *nimpha*, *bimaculatus*, *omissus*, *fœderatus*, *associus*) deckt. Aus Nordamerika sind bisher keine parasitischen Polistinen bekannt geworden, obwohl die *Polistes*-Fauna der nearktischen Region viel artenreicher als die der westlichen Palaearktis ist. Die nur in wenigen männlichen Exemplaren bekannte Form *P. perplexus* Cresson aus Texas wurde von Bequaert 1940 auf Grund ihrer Seltenheit und einer kleinen Tuberkel an den Wangen, die allen übrigen Arten zu fehlen scheint (Abb. 11), als Parasit der nahe verwandten Arten *P. rubiginosus* Lep. oder *P. flavus* Cr. verdächtigt (1). Selbst die Fülle der tropischen *Polistes*-Arten hat uns noch keine sozial-parasitische Form beschert. Ueber die Herkunft und Verwandtschaft unserer Sulcopolistinen lassen sich daher nur Vermutungen äußern.



Abb. 11. — Ein weiteres Beispiel für eine der seltenen morphologischen Sonderbildungen (Tuberkel) in der Gattung *Polistes*. Links ein ♂ von *P. perplexus* Cresson, daneben ein ♂ der normal gebauten Art *P. rubiginosus* Lep. Möglicherweise stehen auch diese beiden amerikanischen Arten im Verhältnis von Schmarotzer und Wirt zueinander. Der Größenmaßstab entspricht dem von Abb. 1.

Wahrscheinlich sind die 3 *Sulcopolistes*-Formen aus der Gruppe der westlich-palaearktischen *Polistes-gallicus*-Verwandten hervorgegangen. Diesen Arten sind sie ähnlicher als allen übrigen *Polistes*-Arten. Demnach mögen sich auch unter anderen Artengruppen sozialparasitische Polistinen befinden. Vielleicht ist die von Bequaert (zit. von Weyrauch, 1938) beschriebene und als Parasit verdächtige *P. macrocephalus* aus der afrikanischen *marginalis*-Gruppe hervorgegangen. Aber wir wissen nichts über die Lebensweise dieser Form. Beim Heranziehen körperlicher Merkmale zur Begründung einer eventuell parasitischen Lebensweise gewisser Polistinen scheint überhaupt Vorsicht geboten. Eine sozialparasitische *Polistes* ist in erster Linie durch Verhaltensmerkmale charakterisiert.

Da man die geographische Begrenzung einer Art in manchen Fällen durch ein Nachlassen der Vitalität an der Peripherie ihres Verbreitungsgebietes erklären kann, erörterte Weyrauch die Möglichkeit, daß sich am Rande des Areals eines sozialen Insektes auch seine Arbeiterkaste reduzieren könne. Als Beispiel führte er *P. associus*

(1) Das abgebildete Exemplar wurde mir vom U.S. National Museum-Washington freundlichst überlassen.

Kohl an, die in Südeuropa ihre Westgrenze erreicht und — von Ausnahmen abgesehen — tatsächlich auffallend liederliche, kleine und volkarme Nester baut. Weyrauch meinte, *P. associus* sei vielleicht schon auf dem Wege zum Sozialparasitismus. Dieser Art habe ich deswegen besondere Aufmerksamkeit geschenkt, konnte jedoch im Verhalten keinerlei Ähnlichkeit mit den echten Schmarotzerpolistinen feststellen. Die Möglichkeit ist jedoch nicht auszuschließen, daß die Sulcopolistinen in einer ähnlichen Weise vor Zeiten ihre Arbeiterkaste verloren haben.

Bei manchen *Polistes*-Arten kommt es offenbar nicht allzuselten vor, daß eine Königin auf ein fremdes Nest übergeht. Yoshikawa (1955) schilderte die Einzelheiten der Usurpation eines Nestes von *P. fadwigae* Dalla Torre durch eine fremde Königin der gleichen Art. Das Uebergehen auf ein anderes Nest führt bei bestimmten Populationen von toleranter veranlagten Arten (*P. gallicus*, *nimpha*, *annularis*, *marginalis*) zur Polygynie. Den Uebergang auf ein artfremdes Nest, *P. gallicus* → *P. omissus* habe ich, wie oben erwähnt, selber erlebt. Mit der Annahme einer innersekretorisch und psychisch fixierten solitären Phase und einer darauf folgenden sozialen Phase, wie die Japaner es tun, läßt sich eine derartige Usurpation zwanglos erklären; auch die physiologischen Befunde von Deleurance (1948) stimmen mit der Annahme solcher nacheinander ablaufenden Phasen überein. Durch die Usurpation wird lediglich ein der inneren Disposition entsprechender Zustand wiederhergestellt, der durch äußere Einflüsse — Verlust des Nestes — gestört worden war. Einflüsse ähnlicher Art mögen auch bei der historischen Entwicklung der heutzutage echten Schmarotzer mitgewirkt haben. Die zahlreichen analogen Schmarotzerverhältnisse bei andern sozialen Hymenopteren-Gruppen wurden erst kürzlich von Sakagami u. Fukushima (*Insectes Sociaux*, IV, 1957) vergleichend tabellarisch dargestellt.

ZUSAMMENFASSUNG

1. In der palaearktischen Region kommen 3 sozialparasitische Polistinen vor. *Sulcopolistes atrimandibularis* Zimmermann schmarotzt bei *Polistes bimaculatus* Fourcr. und *P. omissus* Weyrauch. *S. semenowi* F. Morawitz schmarotzt bei *P. gallicus* L. und *P. nimpha* Christ. *S. sulcifer* Zimm. schmarotzt lediglich bei *P. gallicus*.

2. Die Gattung *Sulcopolistes* ist gegenüber der Gattung *Polistes* durch das Fehlen der Arbeiterkaste und den Ausfall der Nestbau- und Brutpflegeinstinkte charakterisiert.

3. Auf parasitierten Nestern entwickeln sich keine jungen Königinnen der Wirtsart, die Wirtsart stirbt auf solchen Nestern aus.

4. Der Befall der Nester mit *Sulcopolistes* schwankt in weiten Grenzen, bei meinen Befunden zwischen 0 % und 25 % (*atrimandibularis*), 0 % und 40 % (*semenowi*) und 0 % und 66 % (*sulcifer*). Es ist anzunehmen, daß die Sulcopolistinen im Bereich ihres Vorkommens am Massenwechsel ihrer Wirtsarten wesentlich beteiligt sind.

5. Die Okkupation der Wirtsnester findet überwiegend in der 1. Junihälfte statt. Meistens sind die Nester noch sehr klein, und es lebt auf ihnen nur die Wirtskönigin. Der Schmarotzer befindet sich mit ihr dann eine Zeitlang allein auf der Wabe.

6. Die Besitznahme eines *Polistes*-Nestes erfolgt durch heftigen Kampf mit Stechen und Beißen. Die *Sulcopolistes*-Königin siegt durch ihre Ausdauer und körperliche Ueberlegenheit, dagegen nicht durch die abweichende Struktur ihrer Mandibeln. Sowie der heftigste Widerstand überwunden ist, werden die Nestbewohner der Reihe nach unterworfen.

7. Die Wirtskönigin von *S. atrimandibularis* und *S. semenowi* bleibt regelmäßig neben der Schmarotzerkönigin auf dem Nest, bis sie auf natürliche Weise zugrunde geht. Beim Befall mit *S. sulcifer* dagegen scheint die Wirtskönigin stets zu verschwinden. Getötet wird sie aber nur ausnahmsweise.

8. Das Verhältnis des Schmarotzers zur Wirtskönigin ist ein Spezialfall der von Pardi bei *Polistes* entdeckten Hierarchie. Der Schmarotzer richtet gegen Wirtskönigin und Arbeiterinnen besondere Dominationsgebärden (vergl. 9). Die Wirtskönigin stellt ihre Legetätigkeit ein und wird zu einer Arbeitswespe umgestimmt. Diese Umstimmung geschieht ohne Aenderung der Ernährung auf rein psychischem Wege.

9. Bei *S. atrimandibularis* besteht das Dominieren in einem langsamen, intensiven Bestreichen der Wirtswespe mit den Fühlern, einem langsamen Aufreiten, zuletzt Einkrümen des Abdomens und Zücken des Stachels nach Nacken und Taille des dominierten Tieres.

Bei *S. semenowi* verlaufen die Dominationen ähnlich, jedoch viel rascher. Das Bestreichen mit den Fühlern wird zum raschen Schlagen, das langsame Aufreiten und Drohen mit dem Stachel ist in ein rasches Ueberkriechen verwandelt.

Bei *S. sulcifer* fehlt das Aufreiten und Zücken des Stachels. Diese Art dominiert mittels Umklammern und Bekauen von Kopf und Thorax der Wirtswespe unter lebhaftem Fühlerschlag.

Die abnorm kräftigen Mandibeln spielen bei den Dominationen keine besondere Rolle.

10. Die Dominationsgebärden von *Sulcopolistes* sind ritualisiertes Kampfverhalten; sie dienen nicht zum Vertreiben und Töten, wie bei *Polistes* selbst. Der Momentan-Effekt einer Domination ist Akinese, die weitere Wirkung besteht in psychisch fixierter Unterwerfung (Subordination) und Hemmung der Ovarientätigkeit.

11. Optisch wahrgenommene Aktivität löst primär die Dominationen aus. Sekundär scheint die Schmarotzerkönigin ihre hartnäckigsten Rivalen auch am Geruch wiederzuerkennen.

12. Auf der Suche nach einem Wirtsnest orientiert sich das *Sulcopolistes*-♀ nach dem Geruch der Wirtskönigin. Größe, Zellenweite und wechselnder Biotop der Nester haben dagegen für die Auswahl keine Bedeutung.

13. Die *Sulcopolistes*-♀♀ lassen sich innerhalb ihrer Wirtsart bzw.

-Arten experimentell auf andere Nester übertragen. Die Uebertragung auf wirtsfremde Nester mißlingt.

14. Junge *Sulcopolistes*-♀♀ sind vor der Ueberwinterung gegen ihre Wirtsarten nahezu indifferent. Die ♂♂ überleben den Winter nicht. Im Flugkäfig ist unter den ♂♂ äußerst starke Rivalität zu beobachten.

Summary.

1. There are 3 social-parasitic *Polistine*-wasps in the Western Palaearctic Region. *Sulcopolistes atrimandibularis* Zimmermann parasites on *Polistes bimaculatus* Fourcroy and *Polistes omissus* Weyrauch. *S. semenowi* F. Morawitz parasites on *Polistes gallicus* L. and *P. nimpha* Christ. *S. sulcifer* Zimmermann parasites only on *P. gallicus*.

2. The genus *Sulcopolistes* lacks the worker-caste and has lost the instincts for nest-building and caring for the larvae.

3. No queens of the host species develop in parasited nests, the host species perishes in such nests.

4. The infestation of nests by *Sulcopolistes* differs greatly, in my experience between 0 % and 25 % (*atrimandibularis*), 0 % and 40 % (*semenowi*) and 0 % and 66 % (*sulcifer*). In their area of distribution the *Sulcopolistes* can be supposed to take part in the fluctuation of numbers of their host species.

5. The invasion of nests takes place mainly in the first half of June. Generally the nests still are small and only the host queens live in them. Then the parasite live with her a time alone upon the comb.

6. The usurping of a nest of *Polistes* takes place during a hard fight with stinging and biting. The *Sulcopolistes* queen wins by her staying-power and physical superiority, but not by the different structure of her mandibles. As soon as the strongest resistance is broken down, the inhabitants of the nest will be submitted one by one.

7. The host queen of *Sulcopolistes atrimandibularis* and *S. semenowi* generally remains in the nest near the parasite queen, until she dies in a natural way. In case of infection with *S. sulcifer* the host queen always seems to disappear. But only as an exception is she put to death.

8. The relation between parasite and host queen is a special case of the hierarchy in *Polistes* discovered by Pardi. The parasite treats the host queen and workers with peculiar dominating movements (see 9). The host queen finishes egg-laying and becomes a worker. That change happens without alteration of diet; it is a purely psychic effect.

9. The submissive action (domination) of *S. atrimandibularis* consists of her touching slowly and intensively the host with her antennae and of slowly riding upon her, and at last by bending the abdomen and aiming the sting against waist and neck of the dominated animal.

With *S. semenowi* the dominations occur in a similar manner, but much more quickly. The touching of antennae becomes a swift striking. In-

stead of slowly riding upon her and menacing her with the sting, *semenowi* queen creeps quickly over the host queen.

With *S. sulcifer* the riding and the use of the sting do not exist. This species dominates by grasping and pinching the head and thorax of the host with a lively striking of the antennae.

The abnormally-formed mandibles play no part in the domination.

10. The movements of domination of *Sulcopolistes* are ritualized fighting-behaviour, they do not serve for the expulsion and putting to death as in the genus *Polistes*.

11. Firstly optically perceived activity causes the dominations. Secondly the parasite queen seems to recognize her most obstinate rivals by the smell.

12. Seeking a host nest a *Sulcopolistes*-♀ will be guided by the smell of the host queen. Size, diameter of cells and differing biotope of nest are not selective qualities.

13. It has been found by experiments that the *Sulcopolistes*-♀♀ can be transferred among their one or two host species from one nest to another. The transposition between nests not belonging to a host species is without succes.

14. Young *Sulcopolistes*-♀♀ before hibernation are nearly indifferent to their host species. The young males do not survive the winter. Among males in a cage very great rivalry may be observed.

Резюме

1. В западной палеарктической области встречаются три социальнопаразитических вида Полистин. *Sulcopolistes atrimandibularis* Zimmermann паразитирует у *Polistes bimaculatus* Fourcr. и у *Polistes omissus* Weyrauch; *Sulcopolistes semenowi* F. Morawitz паразитирует у *Polistes gallicus* L. и у *Polistes nimpha* Christ; *Sulcopolistes sulcifer* Zimm. паразитирует только у *Polistes gallicus*.

2. Род *Sulcopolistes* отличается от рода *Polistes* отсутствием работниц а также утерей инстинкта заботы о расплоде.

3. В захваченных паразитами гнездах больше не развиваются новые матки вида-хозяина. В таких гнездах вид-хозяин постепенно вымирает.

4. Степень пораженности гнезд видами *Sulcopolistes* подвержена большим колебаниям. Мои наблюдения дали следующие результаты: от 0 % до 25 % гнезд было поражено *S. atrimandibularis*, от 0 % до 40 % — *S. semenowi* и от 0 % до 66 % — *S. sulcifer*. Можно предположить, что виды *Sulcopolistes*, в тех местах, где они распространены, имеют немалое влияние на динамику численности видов-хозяев.

5. Захват гнезд происходит в большинстве случаев в первой половине июня. В это время гнезда обычно еще очень невелики и

на них живет только матка вида-хозяина. Паразит, после своего появления, остается некоторое время вдвоем с ней на сотах.

6. Овладение гнездом **Polistes** происходит после жестокой борьбы, сопровождаемой укусами и уколами. Матка **Sulcopolistes** побеждает благодаря своей выносливости и физическому превосходству. Отличная структура ее мандибул не играет при этом решающей роли. Как только сопротивление матки **Polistes** сломлено, **Sulcopolistes** начинает подчинять себе по очереди остальных обитателей гнезда.

7. При захвате гнезда **Sulcopolistes atrimandibularis** или **S. semenowi**, матка **Polistes**, как правило, продолжает оставаться на гнезде рядом с маткой-паразитом, вплоть до своей естественной смерти. При захвате же гнезда **Sulcopolistes sulcifer** матка вида-хозяина, напротив, по моим наблюдениям неизменно исчезает. Умертвлению, однако, она подвергается только в исключительных случаях.

8. Отношения между паразитом и маткой **Polistes** можно рассматривать, как специальный случай иерархии у **Polistes**, которая была обнаружена Парди. Паразит подчиняет себе матку и рабочих вида-хозяина при помощи особых “доминационных жестов” (см. ниже № 9). Матка **Polistes** прекращает яйцекладку и превращается в простую рабочую осу. Это превращение происходит без перемен в питании, чисто психическим путем.

9. Процесс подчинения (“доминации”) протекает у **Sulcopolistes atrimandibularis** путем медленного, интенсивного поглаживания осы вида-хозяина антеннами, после чего **S. atrimandibularis** постепенно влезает на спину подчиняемой осы и подконец, изгибает брюшко и высовывает жало над затылком и стебельком подчиняемой особи, как бы для нанесения укола.

у **Sulcopolistes semenowi** процесс подчинения (“доминации”) похож на предыдущий, но протекает гораздо быстрее. Вместо поглаживания антеннами, мы наблюдаем быстрое постукивание; вместо медленного влезания на спину и угрозы жалом, имеет место быстрое переползание через подчиняемую особь.

у **Sulcopolistes sulcifer** влезание на спину и угрозы жалом отсутствуют. Подчинение происходит путем обхвата головы и груди осы вида-хозяина и покусывания их, сопровождаемого оживленным постукиванием антеннами.

Очень сильные мандибулы **Sulcopolistes** не играют особой роли в процессе подчинения.

10. “Доминационные жесты” **Sulcopolistes** представляют собой борьбу, превратившуюся в ритуал, в отличие от **Polistes**, не преследующую цели изгнания или уничтожения противника. Непосредственным эффектом “доминации” является в данном случае немедленно наступающее оцепенение подчиненной особи. Дальнейшее действие “доминации” состоит в психически зафиксированном подчинении и в торможении деятельности яичников.

11. Первично “доминационные” действия возбуждаются оптическим

путем. Вторично матка **Sulcopolistes** распознает наиболее упорных противниц, повидимому, по запаху.

12. При поисках гнезда **Polistes**, матка **Sulcopolistes** ориентируется по запаху матки вида-хозяина. Общие размеры гнезда, величина отдельных ячеек, различные биотопы в которых расположены гнезда, не имеют значения при выборе паразитом гнезда.

13. В экспериментальном порядке возможна пересадка самок **Sulcopolistes** на другие гнезда **Polistes**, но только при условии, что эти гнезда принадлежат соответствующему виду-хозяину. Перенос на гнезда **Polistes**, не являющихся видом-хозяином для данной самки **Sulcopolistes** не удается.

14. Молодые самки **Sulcopolistes** до зимовки относятся к особям соответствующего вида-хозяина безразлично. Самцы не зимуют и гибнут еще до наступления зимы. Среди самцов, помещенных в садок, наблюдается сильное соперничество.

LITERATUR.

1945. DE BEAUMONT (J.), MATTHEY (R.). — Observations sur les *Polistes* parasites de la Suisse (*Bull. Soc. vaud. Scient. nat. Lausanne*, **62**, n. **263**, 439-454).
1940. BEQUAERT (J.). — An introductory study of *Polistes* in the United States and Canada with descriptions of some new North and South American forms (Hymenoptera; Vespidae) (*Journ. New York Entom. Soc.*, **48**, 1-30).
1942. BERLAND (L.). — Les *Polistes* de France (*Ann. Soc. Ent. France*, **111**, 135-148).
1943. BLÜTHGEN (P.). — Die europäischen Polistinen (Hym., Vespidae, Vespinae) (*Archiv f. Naturgesch. N. F.*, **12**, 94-129).
1948. DELEURANCE (Éd.-Ph.). — L'indépendance de l'état ovarien et de la fondation du nid chez les *Polistes* (Hyménoptères-Vespides) (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, **226**, 514-516). — 1952. Le polymorphisme social et son déterminisme chez les Guêpes (*Structure et Physiologie, Coll. Int. C. N. R. S., Paris*, **34**, 141-155).
1948. GUIGLIA (D.). — Le Vespe d'Italia (*Memorie della Soc. Ent. Ital., Genova*, **27**, fasc. suppl.).
1947. PARDI (L.). — Beobachtungen über das interindividuelle Verhalten bei *Polistes gallicus*. Untersuchungen über die Polistini, Nr. 10 (*Behaviour*, **1**, 138-172).
1957. SAKAGAMI (Sh. F.), FUKUSHIMA (K.). — *Vespa dybowskii* André as a facultative temporary social parasite (*Insectes Sociaux*, **4**, 1-12).
1937. WEYRAUCH (W.). — Zur Systematik und Biologie der Kuckuckswespen *Pseudovespa*, *Pseudovespula* und *Pseudopolistes* (*Zool. Jahrb., Abt. Systematik*, **70**, 243-290). — 1938. Nachtrag zu meiner Arbeit über *Pseudovespinen* und *Pseudopolistinen* (*Zool. Anz.*, **121**, 33-37).
1892. VERHOEFF (C.). — Ueber kämpfende und gesellige Bienenmännchen (*Entomologische Nachrichten*, **18**, **16**, 244-248).
1955. YOSHIKAWA (K.). — A *Polistine* Colony usurped by a Foreign Queen. Ecological Studies of *Polistes* Wasps II (*Insectes Sociaux*, **2**, 3, 255 ff).

ANATOMIE COMPARÉE DU TUBE DIGESTIF DES TERMITES

I. SOUS-FAMILLE DES « TERMITINAE »

par CH. NOIROT et M^ms J. KOVOOR
(Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Paris).

Sommaire.

INTRODUCTION.....	439
I. — ÉTUDE D'UN EXEMPLE : <i>Thoracotermes brevinotus</i>	440
A) <i>Disposition générale</i> (p. 440) ; B) <i>Intestin antérieur</i> (p. 441) ; C) <i>Intestin moyen</i> (p. 441) ; D) <i>Les tubes de Malpighi et leur insertion</i> (p. 443) ; E) <i>Intestin postérieur</i> (p. 443).	
II. — LES VARIATIONS DU TUBE DIGESTIF PARMi LES TERMITINÆ	446
A) <i>Intestin antérieur</i> (p. 446) : a) type <i>Thoracotermes</i> (p. 446) ; b) type <i>Termes</i> (p. 448). — B) <i>Jonction de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur</i> (p. 450). — C) <i>Les tubes de Malpighi</i> (p. 452) : a) insertion des tubes de Malpighi (p. 452) ; b) rapports des tubes de Malpighi avec le segment mixte (p. 453). — D) <i>Intestin postérieur</i> (p. 453) : 1. <i>Disposition générale</i> (p. 453), a) type <i>Thoracotermes</i> (p. 453), b) type <i>Termes</i> (p. 454) ; 2. La garniture d'épines du sphincter antérieur (p. 455) ; 3. La valvule entérique (p. 455), a) type <i>Thoracotermes</i> (p. 455), b) type <i>Termes</i> (p. 461). — E) <i>Le tube digestif de Ceratotermes</i> (p. 462)	
III. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES	464
A) <i>Caractères généraux du tube digestif des Termitinæ</i> (p. 464) ; B) <i>Le tube digestif et les rapports phylogénétiques chez les Termitinæ</i> (p. 465).	
RÉSUMÉ	467
LISTE DU MATÉRIEL ÉTUDIÉ	469
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	470

Introduction

Le tube digestif des Termites a donné lieu à bon nombre de travaux, mais la grande majorité concerne les formes inférieures : Termopsidæ (Imms, 1919 ; Child, 1934) ; Rhinotermitidæ (Feytaud, 1912 ; Montalenti, 1932 ; Platania, 1938). Pour l'énorme famille des Termitidæ, nous ne savons presque rien : Holmgren, dans ses magistrales « Termitenstudien » (1912), n'a guère prêté attention au tube digestif ; les données qu'il apporte sont des plus sommaires. Sutherland (1934), outre plusieurs Termites inférieurs (*Mastotermes*, *Calotermes*, *Porotermes*, *Stolotermes*), a étudié histologiquement deux espèces de *Nasutitermes* australiens. Plus récemment, Mukerji et Raychaudhuri (1943) ont décrit le tube digestif d'un Termite champignoniste, *Odontotermes redemanni*.

Citons encore les recherches de Weyer (1935) sur la rénovation épithéliale de l'intestin moyen au cours des mues, de Bonneville (1936) sur la musculature de l'intestin moyen, et une étude sommaire de Judd (1948) sur le gésier des Orthoptéroïdes (description de cet organe chez *Zootermopsis*). Nous nous sommes récemment aperçus (Grassé et Noirot, 1954) que le tube digestif des Termites supérieurs (Termitidæ) variait considérablement d'un groupe à un autre. Une étude comparée de toute la famille présente donc un double intérêt, anatomique d'abord, car cet organe présente parfois des modifications, des différenciations étonnantes, systématique et phylogénétique ensuite, car les caractères peuvent nous renseigner sur les rapports existant entre les différents genres et nous aider à comprendre l'évolution de la famille. Ainsi l'anatomie très particulière du type digestif nous a aidés (Grassé et Noirot, 1954) à créer la sous-famille des *Apicotermitinæ*.

Le présent mémoire a trait à la sous-famille des *Termitinæ*, dont nous avons déjà fait connaître les caractéristiques essentielles (Grassé et Noirot, 1954). D'après nos observations, seul le genre *Termes* est xylophage, se nourrissant d'ailleurs de bois fortement altéré ; tous les autres genres que nous avons observés sont des humivores plus ou moins stricts. Nos recherches intéressent 19 des 22 genres africains (les *Apicotermitinæ* étant désormais exclus), mais nous n'avons pu disposer des formes asiatiques, australiennes et sud-américaines. De ce fait, notre revue présente un caractère incomplet, et la synthèse présentée ne peut être que provisoire. Le détail des espèces étudiées est donné à la fin du mémoire.

Nous nous sommes bornés à étudier le tube digestif des ouvriers (1), d'abord parce qu'ils constituent la caste la plus nombreuse, et aussi parce que le tractus intestinal y atteint sa différenciation maximum (Grassé et Noirot, 1954).

Le matériel étudié est conservé dans le liquide de Duboscq-Brazil (Bouin alcoolique), qui assure une parfaite préservation des structures anatomiques et permet une étude histologique précise, même après douze ans et plus. Seuls les exemplaires de *Capritermes* étaient fixés à l'alcool. Les Insectes ont été disséqués dans l'alcool à 70°, sous la loupe binoculaire ; le plus souvent, les segments intéressants du tube digestif ont été montés *in toto* dans le baume du Canada, en particulier pour l'étude des structures chitineuses. Dans bien des cas, des coupes histologiques d'abdomen entier ont été faites pour préciser certains détails ; la grosse difficulté provient du contenu intestinal, qui, chez ces Termites humivores, contient de nombreuses particules minérales (grains de quartz notamment) ; pourtant, après un séjour prolongé dans l'alcool butylique, puis dans la paraffine, on arrive à obtenir des coupes sérieées satisfaisantes, que nous avons traitées par la triple coloration de Prenant.

I. — ÉTUDE D'UN EXEMPLE : THORACOTERMES BREVINOTUS

A) *Disposition générale* (fig. 1)

Dès l'abord, le tube digestif de l'ouvrier (2) se caractérise par sa longueur et emplit complètement l'abdomen. L'œsophage est un long tube grêle qui, dans la partie postérieure du thorax, débouche dans un jabot renflé, rejeté sur le côté gauche ; l'intestin moyen décrit d'abord une anse dorsale, puis revient vers l'avant du côté droit et s'infléchit ventralement pour se jeter dans l'intestin postérieur. Celui-ci, très long, a un trajet complexe ; à un court segment étroit, antérieur et ventral, fait suite

(1) A l'exception de *Capritermes capricornis*, dont nous ne possédons qu'un tout petit nombre de soldats.

(2) Il n'y a qu'un seul stade d'ouvriers, mis à part les « grands ouvriers », rares et présentant des caractères d'intercastes (Noirot, 1955).

une première dilatation antéro-ventrale, puis une seconde, postéro-ventrale, qui se recourbe vers la droite et est suivie d'un long boyau qui revient dans la région antéro-dorsale, décrit une boucle complète dans la région médio-dorsale, dans la concavité de l'anse du mésentéron, et revient enfin vers l'arrière, en passant sous l'intestin moyen, pour aboutir à une ampoule rectale volumineuse.

B) Intestin antérieur.

L'œsophage est un tube étroit et rectiligne; le jabot, qui lui fait suite, est une poche assez vaste, asymétrique (plus renflée du côté dorsal) et à parois minces. Le gésier n'est pas séparé du jabot et présente un faible développement. A la place de l'armure chitineuse complexe décrite chez les Termites inférieurs (Feytaud, 1912; Child, 1934, etc.), on observe seulement six renflements longitudinaux, convergeant vers l'entrée très étroite de la valvule œsophagienne (fig. 8, pl. II); il s'agit de simples épaisissements de l'épithélium, recouverts intérieurement d'une chitine légèrement épaissie; la surface de ces bourrelets est couverte de très fines soies ou épines (longueur 8μ , largeur $0,5\mu$ environ) non pas dressées, mais couchées contre la paroi, leur pointe étant dirigée vers l'arrière. Ces épines, à cause de leur finesse, ne sont visibles qu'à un fort grossissement. L'intestin antérieur se termine enfin par une valvule œsophagienne très développée comme chez tous les Termites.

C) Intestin moyen.

L'intestin moyen lui-même n'offre aucun caractère particulier; relativement court, il possède une structure identique à celle décrite chez d'autres Termites: l'épithélium est issu de cryptes de régénération contiguës, leur limite étant soulignée par une légère invagination de la basale; chaque crypte a un contour polygonal, et la surface externe

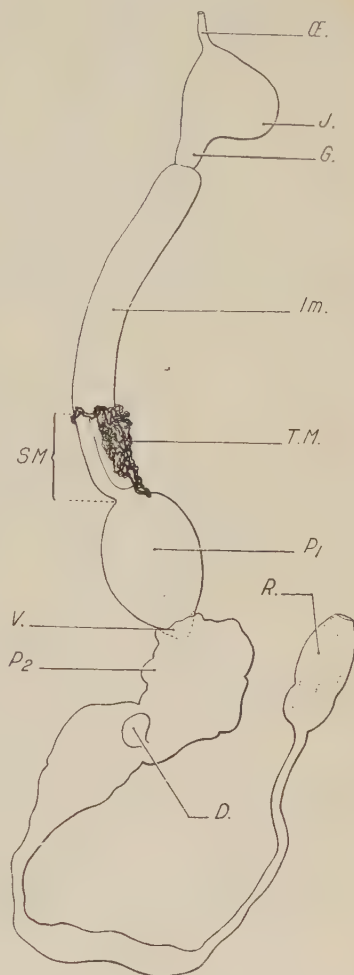


FIG. 1. — Tube digestif de *Thoracotermes brevinotus*.

D., diverticule en cæcum; G., gésier; I. m., intestin moyen; J., Jabot; œ., œsophage; P₁, P₂, première et deuxième panse de l'intestin postérieur; R., ampoule rectale; S. M., segment mixte; T. M., tubes de Malpighi; V., valvule entérique.

de l'intestin moyen présente de ce fait un aspect en « nid d'abeilles » caractéristique (la musculature, très mince, laisse voir à travers elle les cryptes juxtaposées).

En revanche, la limite postérieure du mésentéron se présente d'une

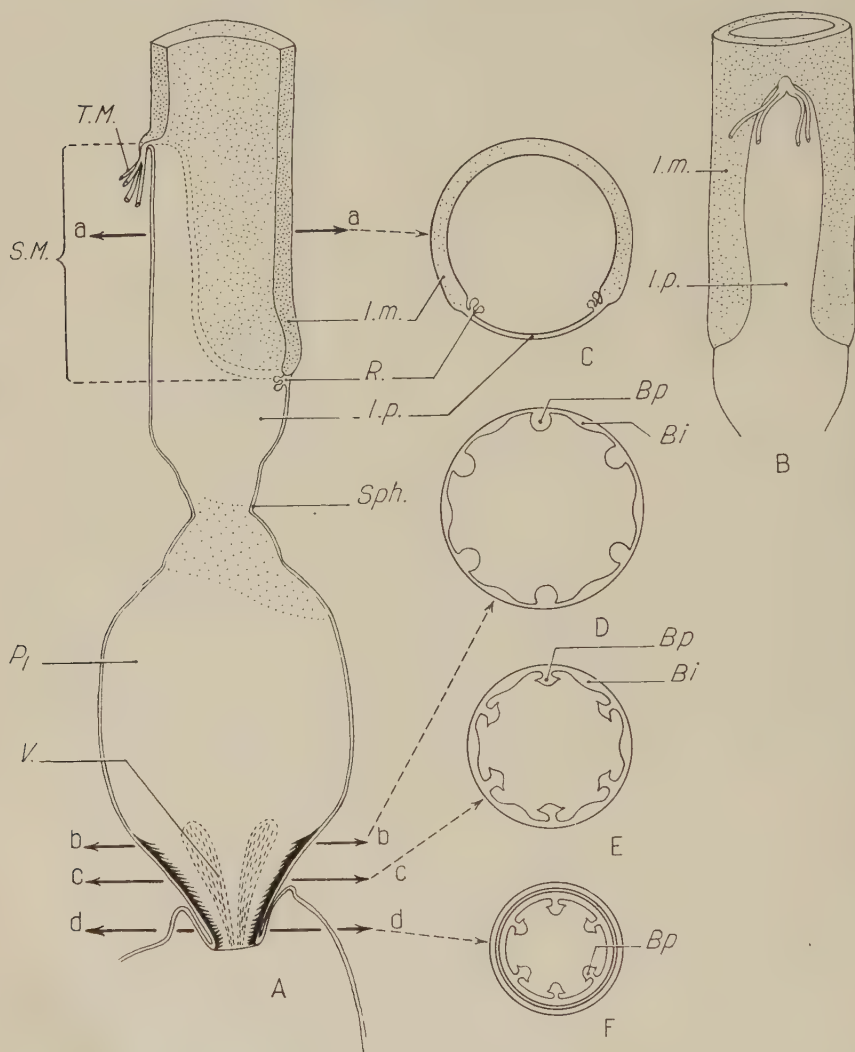


FIG. 2. — *Thoracotermes brevinotus*.

A, section sagittale schématisée de la partie postérieure de l'intestin moyen et du début de l'intestin postérieur; B, jonction de l'intestin moyen et du début de l'intestin postérieur, montrant l'attache des tubes de Malpighi; C, D, E, F, coupes transversales passant respectivement aux niveaux a, b, c, d de la figure A. Bi., Bp., bourrelets intermédiaires et bourrelets principaux de la valvule entérique; I. m., intestin moyen; I. p., intestin postérieur; P₁, première panse de l'intestin antérieur; R., replis de l'intestin postérieur le long de la jonction avec l'intestin moyen; S. M., segment mixte; Sph., sphincter commandant l'entrée de la première panse; la zone en pointillé indique la région où l'intima est garnie d'épines; T. M., tubes de Malpighi; V., valvule entérique.

façon inhabituelle, déjà brièvement décrite (Grassé et Noirot, 1954). La jonction intestin moyen-intestin postérieur, au lieu de s'opérer suivant un cercle contenu dans un plan perpendiculaire à l'axe du tube digestif, est très oblique par rapport à cet axe (fig. 1 et 2) ; l'intestin moyen est, sur sa face concave, beaucoup plus court que sur sa face convexe, et il en résulte un *segment mixte* dont la partie externe ou convexe appartient au mésentéron, la partie interne ou concave au proctodéum. La figure 2 *B* montre en fait que la portion proctodéale est beaucoup plus étroite que celle qui revient à l'intestin moyen ; ce fait apparaît également sur une coupe transversale du segment mixte (fig. 2 *C*), mais une telle coupe montre, en outre, que l'affrontement de deux parties est bordé par un repli de l'épithélium proctodéal, formant une double lamelle saillante dans la lumière intestinale (R, fig. 2).

D) Les tubes de Malpighi et leur insertion.

Les tubes de Malpighi sont au nombre de quatre et débouchent tous dans un très petit massif cellulaire creux situé à la jonction mésentéron-proctodeum, au point où cette jonction est la plus antérieure. Plus précisément, les tubes de Malpighi confluent deux à deux juste avant de se jeter dans le petit nodule précité, par où se fait la communication avec la cavité digestive.

Les tubes de Malpighi sont très longs et ont un trajet compliqué. En particulier, ils forment un peloton au niveau du segment mixte, peloton dense et très contourné, appliqué sur la face convexe de l'anse intestinale, c'est-à-dire sur la partie mésentérique de ce segment mixte. Il n'y a pas de liaison anatomique entre la paroi intestinale et les tubes de Malpighi (comme, par exemple, chez certains Hémiptères), mais l'ensemble est entouré d'une membrane conjonctive excessivement mince : il est permis de penser que le véritable feutrage malpighien accolé en une zone particulière de l'intestin moyen n'est pas sans signification physiologique et qu'il peut se produire à ce niveau des échanges particuliers.

E) Intestin postérieur.

C'est l'intestin postérieur qui présente le maximum de développement et emplit la majeure partie de la cavité abdominale. Après le segment mixte précédemment décrit, le proctodeum proprement dit présente un court segment de même diamètre ; après un rétrécissement marqué, l'intestin se dilate pour former la *première panse*. La partie étroite qui la précède, pourvue d'un sphincter net (*Sph.*, fig. 2 *A*), possède une intima armée d'épines et d'écailles petites et nombreuses, dont la pointe est tournée vers l'arrière. La répartition de ces épines obéit à une symétrie bilatérale, le plan de symétrie étant le même que celui du segment mixte

précèdent; la figure montre qu'au-delà du sphincter les épines atteignent leur extension maximum sur la génératrice où l'intestin moyen lui-même a la plus grande longueur; sur la face opposée, du côté de l'attache des tubes de Malpighi, la zone armée a, au contraire, une longueur minimum. Au niveau même du sphincter, l'intima est hérissée d'écailles couchées vers l'arrière, dont le bord postérieur est prolongé par des épines en nombre variable, le plus souvent entre 5 et 7; la largeur de ces écailles varie le plus souvent entre 9 et 12 μ , leur longueur (épines comprises) étant à peu près la même; les épines, sur une même écaille, sont souvent de longueur inégale (de 4 à 8 μ en général). Au-delà du sphincter, l'armure se modifie progressivement: les écailles sont plus courtes tandis que les épines qu'elles portent deviennent plus longues et moins nombreuses (fréquemment 2 ou 3); un peu plus loin, les écailles elles-mêmes ont disparu, mais les épines sont insérées par paires; puis on n'a plus que des épines isolées, dont la longueur augmente d'abord (maximum 35 μ) et diminue ensuite; les épines postérieures sont courtes mais fortes.

La *première panse* est une dilatation assez régulière, bien individualisée, limitée en avant par le sphincter précédemment décrit et en arrière par une valvule armée. Cette poche possède à peu près la forme d'un citron dont la pointe serait tournée vers l'arrière. Si cette première dilatation ne présente rien de particulier, la valvule qui la termine mérite au contraire un examen attentif: la partie postérieure de la poche se rétrécit progressivement pour former un entonnoir qui s'invagine dans le segment suivant. La partie distale de l'entonnoir a donc une double paroi (voir fig. 2 A), disposition qui rappelle la valvule œsophagienne; pour la distinguer de cette dernière, nous avons créé (Grassé et Noirot, 1954) le terme de *valvule entérique*.

Cette valvule est fortement armée sur sa face *interne*: des épaississements de la paroi forment six colonnes longitudinales ou *bourrelets principaux*, régulièrement disposés, portant de nombreuses épines inclinées vers l'arrière; en alternance avec ces six colonnes principales, six autres bourrelets beaucoup moins marqués portent des épines moins nombreuses et moins puissantes; ce sont les *bourrelets intermédiaires* (fig. 2 D, E, F et fig. 1, pl. I).

La *musculature* de cet entonnoir est formée uniquement de fibres *circulaires* qui constituent un manchon continu autour de l'épithélium. Les fibres longitudinales de la panse s'arrêtent à l'entrée de la valvule; le montage *in toto* de la paroi étalée montre que l'insertion postérieure de ces fibres, larges et aplaties, se fait surtout (mais non exclusivement) au niveau des bourrelets longitudinaux (aussi bien les six principaux que les six intermédiaires).

Un examen attentif montre que la symétrie de cette valvule est d'ordre 3 et non pas d'ordre 6: en effet, les six bourrelets principaux ne sont pas tous égaux, mais il y a alternance d'un plus grand (longueur 560 à 600 μ) et d'un plus petit (longueur 500 à 540 μ); on peut donc ainsi définir des *bourrelets du premier ordre et du deuxième ordre*; à cette différence près, la

structure est toujours la même : ils font saillie dans la lumière intestinale, de plus en plus fortement d'avant en arrière ; en coupe transversale, chaque bourrelet, d'abord simple mamelon semi-circulaire dans sa partie antérieure, se pédiculise bientôt (fig. 2 *E*) et prend dans sa partie moyenne la forme d'un champignon ; plus en arrière, la largeur, tant du pédicelle que de la partie renflée, diminue, mais la hauteur est toujours aussi grande ; ces bourrelets se terminent juste à l'extrémité libre de l'entournoir, dont ils emplissent alors presque complètement la cavité. Les six bourrelets intermédiaires ont un relief beaucoup plus faible ; en coupe transversale, ils ont la forme de mamelons arrondis, faiblement saillants.

Sur un montage *in toto* de la valvule ouverte et étalée (fig. 1, Pl. I), chaque bourrelet principal présente d'avant en arrière deux parties successives, différant par leur forme et leur garniture d'épines, mais en continuité l'une avec l'autre. En avant, le bourrelet a, en plan, l'aspect d'un triangle très allongé, à pointe tournée vers l'arrière ; la largeur maximum, située en avant, est de 130 à 160 μ (épines non comprises) et diminue progressivement jusqu'à 45 μ ; cette zone est armée d'épines fortes et droites, inclinées vers l'arrière : les plus grandes, situées dans la région centrale, atteignent 25 μ de longueur et 4 μ de largeur à la base ; en outre, les bords latéraux sont garnis d'une rangée d'épines plus fines, également inclinées vers l'arrière, mais parallèles à la paroi, épines dont la longueur augmente d'avant en arrière, allant de 27 à 50 μ . Cette première partie se continue par une zone étroite, particulièrement saillante, dont la largeur diminue encore vers l'arrière, passant de 45 à 20 μ . Les épines garnissant cette deuxième portion présentent une courbure à concavité antérieure, courbure à peine marquée pour les épines les plus antérieures ; celles-ci, longues de 40 μ environ, sont insérées presque perpendiculairement à la paroi ; la courbure devient de plus en plus nette en allant vers l'extrémité postérieure, si bien que celle-ci est pourvue d'épines en faucille dessinant presque un demi-cercle et dont la pointe est tournée vers l'avant ; la longueur des épines augmente d'avant en arrière, les dernières atteignant 80 μ de longueur.

Les bourrelets intermédiaires présentent une garniture épineuse du même type, mais moins fournie et moins différenciée : dans la moitié antérieure, épines courtes et droites, inclinées vers l'arrière ; dans la seconde moitié, les épines se redressent et montrent également une courbure vers l'avant de plus en plus nette en allant vers l'extrémité, mais les plus longues des épines droites ne dépassent pas 20 μ de longueur et les courbes 40 μ .

Au-delà de la valvule entérique, l'intestin postérieur forme une deuxième dilatation, ou deuxième panse, beaucoup moins régulière que la première ; très contractile, son volume dépend de l'état de remplissage du tube digestif. La plupart du temps, cette seconde panse est allongée et son diamètre diminue d'avant en arrière. Vers son tiers antérieur, elle porte un *diverticule aveugle* situé du côté droit de l'animal, vers la face ventrale. Ce cæcum (*D*, fig. 1) a la forme d'une boule un peu aplatie

communiquant avec la panse par un orifice très étroit, muni d'un sphincter.

La deuxième panse aboutit, sans limite marquée, à un boyau mince, qui se dilate bientôt à nouveau, mais faiblement, pour former un long tube contourné ; ce dernier passe progressivement à un long segment étroit, qui débouche enfin dans l'ampoule rectale (*R*, fig. 1). Cette dernière, volumineuse, est formée de deux portions successives, séparées par un sillon transversal, mais de structure identique. Cette structure est d'ailleurs celle décrite chez les *Termites* inférieurs, en particulier par Child chez *Zootermopsis* : intérieurement, un épithélium à hautes cellules, interrompu suivant six sillons longitudinaux ; l'intima chitineuse, très mince, ne présente aucune ornementation ; cet épithélium est entouré d'une couche continue de fibres circulaires, et à l'extérieur courent six faisceaux de fibres longitudinales, chaque faisceau étant situé en regard d'un des sillons internes.

Les autres genres examinés nous ont révélé un plan général comparable à l'exemple précédent ; seul, *Ceratotermes* diffère très nettement, aussi sera-t-il étudié séparément (p. 462).

II. — LES VARIATIONS DU TUBE DIGESTIF PARMI LES « TERMITINAE »

A) INTESTIN ANTÉRIEUR

Deux types bien distincts peuvent être définis : dans le premier, comme chez *Thoracotermes*, le jabot est dilaté, le gésier n'est pas individualisé, son armure est réduite à six renflements de l'épithélium, dont l'intima mince est seulement garnie de fines épines couchées vers l'arrière ; dans le second, ou type *Termes*, l'intestin antérieur a la même structure que chez les *Termites* inférieurs : jabot peu volumineux, gésier distinct, armé de quarante-huit plis longitudinaux à intima épaissie et ornementation caractéristique.

a) Type *Thoracotermes*.

Toute une série de genres présentent un intestin antérieur tout à fait identique à celui de *Thoracotermes* : *Crenitermes*, *Megagnathotermes*, *Apilitermes*, *Basidentitermes*, *Orthotermes*, *Fastigitermes*, *Proboscitermes* ; les épines garnissant les renflements du gésier sont là aussi très fines, particulièrement dans les cinq derniers genres. Chez *Noditermes* et *Procubitermes*, les dites épines ont tendance à s'aligner sur des crêtes transversales par groupes de cinq à huit ; cette disposition est plus nette à la partie antérieure.

Cubitermes présente, comme les deux genres précédents, une asymétrie plus marquée du jabot (fig. 3 *B*) ; en outre, les bourrelets du gésier sont plus différenciés (fig. 3 *E*) ; à la partie antérieure, on trouve des soies très fines du type *Thoracotermes*, mais la partie postérieure, plus saillante,

porte au contraire des petites épines courtes mais robustes, dirigées vers le centre de la cavité ou même inclinées vers l'avant.

Chez *Tuberculitermes*, le jabot est très volumineux; il a la forme d'un sac allongé, dont le diamètre diminue régulièrement d'avant en arrière. Les six renflements du gésier portent de fines épines du type habituel, mais, vers l'arrière, ces épines sont plus longues, s'insèrent plus ou moins obliquement et sont plus saillantes dans la lumière intestinale; on observe, en outre, alternant avec les six renflements principaux, six autres beau-

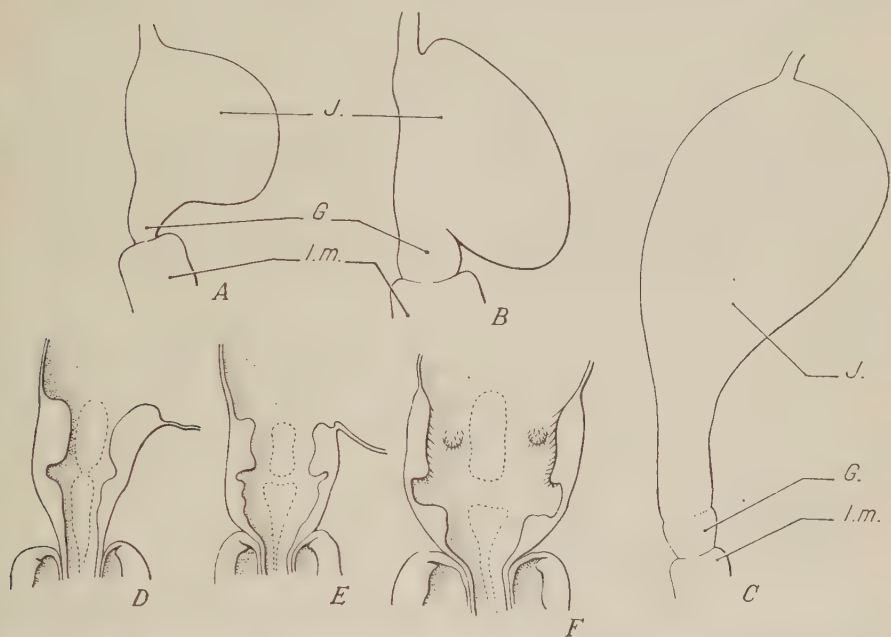


FIG. 3. — Intestin antérieur de *Thoracotermes* (A et D), *Cubitermes* (B et E) et *Ophiotermes* (C et F). — A, B, C, vue générale de l'intestin antérieur; D, E, F, gésier ouvert sagittalement plus grossi; G., gésier; I. m., intestin moyen; J., jabot.

coup plus courts, à peine saillants, mais portant des épines du même type.

Le jabot est encore plus développé dans les genres *Ophiotermes* et *Euchilotermes* (fig. 3 G); très dilaté dans sa partie antérieure, il emplit complètement l'arrière du thorax et le début de l'abdomen; son volume est bien supérieur à celui de la tête de l'ouvrier; après cette dilatation, le jabot se continue progressivement par un tube d'un diamètre égal à celui de l'intestin moyen, puis passe au gésier sans qu'aucune séparation soit visible extérieurement. Le gésier présente les six renflements longitudinaux habituels, bien nets et plus allongés que précédemment, et, en alternance, six renflements intermédiaires beaucoup plus courts et à peine saillants (fig. 3 F). Cette armure est plus puissante que dans les autres genres; les bourrelets principaux sont recouverts d'épines serrées, couchées vers l'arrière, en forme de triangle allongé quand on les examine de face, mais

aplaties comme le révèle la vue de profil. Les bourrelets intermédiaires montrent des épines du même type, mais moins serrées et plus petites. La disposition est essentiellement la même dans les deux genres ; on peut noter toutefois que *Ophiotermes* montre des épines plus longues et moins nombreuses sur les bourrelets principaux, épines devenant plus petites dans la partie postérieure, où elles sont plus ou moins dressées ; chez *Euchilotermes*, les épines sont un peu plus courtes mais plus serrées, diminuant légèrement de taille de l'avant à l'arrière des bourrelets. Notons encore la ressemblance de ces structures avec celles de *Tuberculitermes*.

b) Type *Termes*.

Dans le genre *Termes*, l'intestin antérieur diffère assez nettement des cas précédents. A l'œsophage fait suite un jabot peu dilaté (son diamètre extérieur est un peu supérieur à celui de l'intestin moyen) et faiblement asymétrique, mal séparé du gésier (la séparation des deux parties est pourtant visible de l'extérieur). C'est l'armure de ce gésier qui constitue la principale différence avec le type *Thoracotermes*.

La paroi interne du gésier est garnie de renflements longitudinaux (fig. 9, Pl. II) dont le plan général est exactement le même que celui rencontré chez les *Termes* inférieurs : *Reticulitermes* (Feytaud, 1912), *Zootermopsis* (Child, 1934), et que nous avons retrouvé chez *Calotermes*, *Stolotermes*, *Porotermes*, *Anacanthotermes*.

Les replis longitudinaux sont au nombre de quarante-huit, mais il est facile d'en distinguer quatre sortes qui alternent régulièrement.

Les replis du premier ordre sont au nombre de six, disposés symétriquement par rapport à l'axe de l'organe. Chacun d'eux, d'une longueur totale voisine de 125 μ , est composé de deux parties bien distinctes, de longueur sensiblement égale ; la partie antérieure est une bande longitudinale régulière, large de 23 μ , mais s'élargissant légèrement au voisinage de la deuxième partie ; en coupe transversale (fig. 4), cette bande se montre légèrement pédiculisée à sa base et simplement formée d'un repli de l'épithélium recouvert d'une intima épaisse de 4 à 5 μ ; les bords latéraux sont ornés de très petits tubercules arrondis (diamètre allant de 0,3 à 1 μ), tandis que le centre porte de très fines écailles dont le bord libre, tourné vers l'arrière, est crénelé ; ces écailles, bien visibles en contraste de phase, ont un diamètre voisin de 5 μ et n'existent que dans la moitié antérieure de cette première partie.

La partie postérieure des replis du premier ordre a une structure beaucoup moins régulière ; beaucoup plus larges (50 à 70 μ) et saillant très fortement dans la lumière intestinale, les six replis arrivent presque au contact les uns des autres et obstruent en grande partie la cavité digestive à ce niveau ; l'intima est très mince et paraît, dans les préparations, plus ou moins décollée de l'épithélium ; cette intima est garnie de très fines épines dirigées vers l'arrière et groupées par six à huit sur de très petites crêtes transversales ; ces épines ont au maximum 5 μ de longueur sur

0,4 μ de largeur à la base; le contraste de phase est utile pour les bien distinguer.

Les *replis du deuxième ordre*, au nombre de six également, alternent régulièrement avec les premiers, et leur structure est très comparable : on peut dire en bref que leur partie antérieure est identique, mais que leur partie postérieure est très réduite par rapport à celle des replis du premier ordre. La longueur totale est de 80 à 85 μ ; ils commencent au même niveau que les replis du premier ordre et leur partie *antérieure* est aussi étendue vers l'arrière et a exactement la même structure; en coupe transversale, les deux types de replis sont alors indiscernables (fig. 4). La partie *postérieure*, au contraire, est beaucoup moins développée (25 à 30 μ de largeur), mais sa structure est la même que la partie correspondante des replis du premier ordre : saillie irrégulière, limitée au sommet par une intima mince garnie d'épines identiques.

Les *replis de troisième ordre* sont au nombre de douze, chacun d'eux s'intercalant entre un repli du premier ordre et un du deuxième ordre; ils commencent au même niveau que les précédents et s'étendent en arrière sur une longueur de 70 μ environ, correspondant sensiblement à la première partie des autres replis. Les

bords latéraux sont parallèles, sauf à l'extrémité postérieure, où ils convergent l'un vers l'autre; la largeur est de 22 à 23 μ . Ces replis du troisième ordre sont moins saillants que les autres; en coupe transversale (fig. 4), ils ne sont pas pédiculisés mais en forme de mamelon; l'intima est épaisse de 4 à 5 μ et possède une ornementation particulière, sous forme de plis transversaux très fins, espacés d'environ 0,5 μ , s'anastomosant plus ou moins dans la partie médiane; l'intima montre ainsi un aspect finement et régulièrement strié, bien différent de celui des autres replis.

Les *replis de quatrième ordre*, enfin, sont au nombre de vingt-quatre, alternant avec les vingt-quatre replis d'ordre 1, 2 et 3. Ce sont de simples lames de chitine d'une largeur voisine de 1 μ et de longueur égale à celle

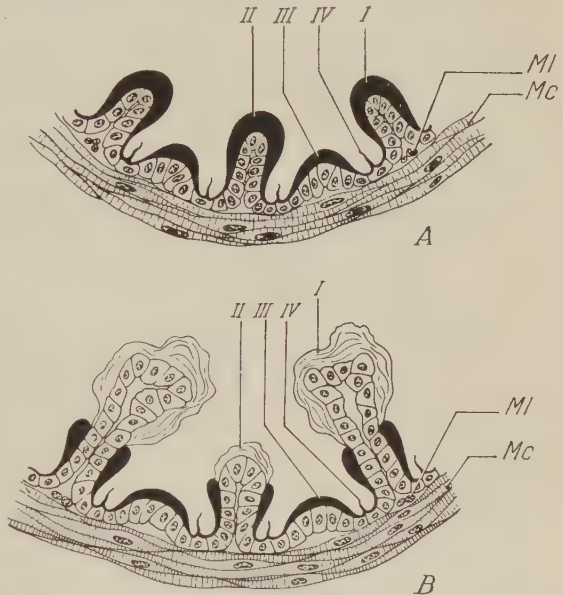


FIG. 4. — *Termes hospes*; coupes transversales du gésier, dans la région antérieure (A) et plus en arrière (B).

I, II, III, IV, replis du 1^{er}, 2^e, 3^e et 4^e ordre; Mc., muscles circulaires; MI., muscles longitudinaux.

des replis de troisième ordre. On y distingue difficilement une très fine striation transversale.

La *musculature* de ce gésier comporte, extérieurement, une couche continue de fibres circulaires (deux ou trois épaisseurs de grosses fibres). Les muscles longitudinaux sont, au contraire, réduits à quelques fibres de faible diamètre courant à la base des replis de premier ordre (une ou deux fibres par repli). Grâce à la puissante musculature circulaire, ce gésier peut donc fonctionner à la fois comme appareil masticateur et comme sphincter commandant l'entrée de la valvule œsophagienne. Quant aux fibres longitudinales, elles se ramifient dans la partie postérieure élargie des replis de premier ordre, et leur rôle est, sans doute, de tirer vers l'avant ces expansions, de façon à ouvrir l'entrée de la valvule.

Une structure absolument identique a été retrouvée dans les genres *Promirotermes*, *Capritermes* et *Pericapritermes*. On ne peut déceler que des différences infimes dans l'armure du gésier, portant sur le relief plus ou moins accusé de l'ornementation des différents replis. Nous reviendrons, ultérieurement (p. 466), sur cette remarquable uniformité.

B) JONCTION DE L'INTESTIN MOYEN ET DE L'INTESTIN POSTÉRIEUR

Dans tous les genres que nous avons pu étudier, mésentéron et proctodæum s'affrontent suivant une ligne très sinueuse, et il existe un *segment mixte* identique ou du moins comparable à celui de *Thoracotermes*, dont une des faces est mésentérique et l'autre proctodéale. Les tubes de Malpighi, toujours au nombre de quatre, débouchent à la partie la plus antérieure de la jonction des intestins moyen et postérieur.

Chez *Crenetermes*, *Apilitermes*, *Megagnathotermes*, *Tuberculitermes*, le segment mixte, cylindrique, a même structure sur toute sa longueur, c'est-à-dire que la part respective des portions mésentérique et proctodéale ne varie pas sensiblement (disposition déjà observée chez *Thoracotermes*).

Chez *Pericapritermes*, on note, déjà, un élargissement de la partie mésentérique dans la région postérieure (fig. 5 A) auquel correspond une augmentation de diamètre du segment mixte. Cette tendance est plus marquée dans les genres *Ophiotermes*, *Euchilotermes*, *Termes*, *Noditermes*, *Procutibitermes*, *Orthotermes*, *Basidentitermes*, *Fastigitermes*, *Proboscitermes* : dans tous ces genres, le segment mixte est long, aussi long parfois que l'intestin moyen proprement dit (fig. 5 D, E) ; dans la moitié antérieure, la partie mésentérique est étroite, et n'occupe, sur une section transversale, qu'un tiers à un cinquième de la circonférence ; plus en arrière, cette bande de tissu mésentérique devient progressivement, plus large et plus renflée ; vue de la face externe, elle a plus ou moins nettement la forme d'une raquette bombée. Les replis proctodéaux qui suivent la limite font plus fortement saillie dans la lumière, si bien que la cavité du segment mixte est incomplètement cloisonnée dans le sens longitudinal.

Dans les genres *Cubitermes* et *Promirotermes*, la partie mésentérique du segment mixte tend à s'isoler complètement de l'intestin moyen lui-même. Chez *Cubitermes* (fig. 5 B, C), le tissu mésentérique limitant la face externe

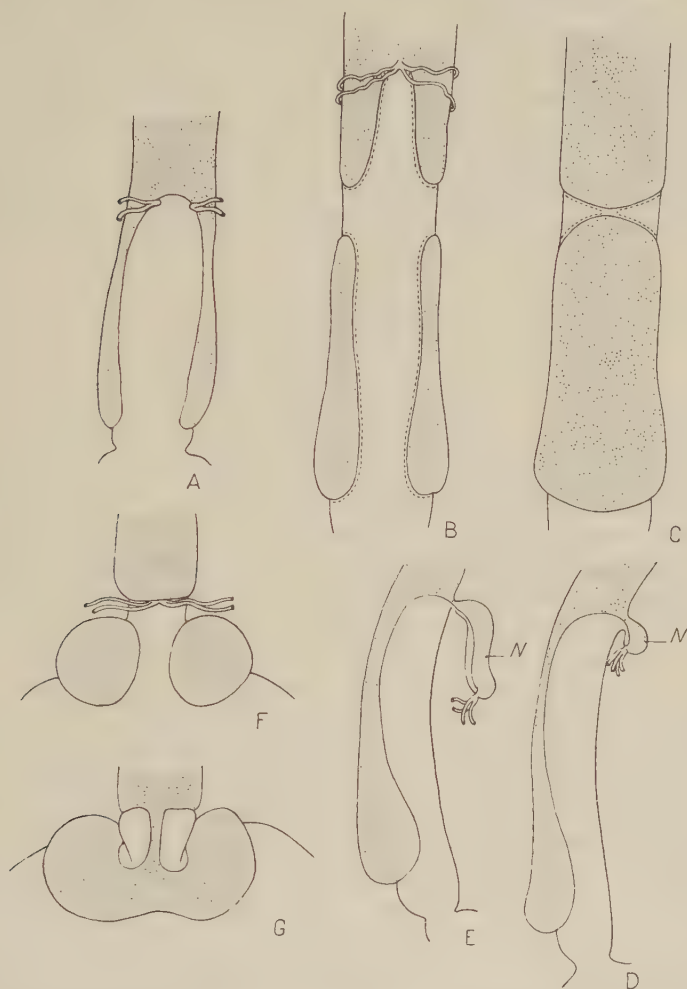


FIG. 5. — Jonction de l'intestin moyen (en grisé) et de l'intestin postérieur, et insertion des tubes de Malpighi.

A, *Pericapritermes* (face interne) ; B, *Cubitermes*, face interne ; C, *idem*, face externe : la ligne pointillée marque le repli d'épithélium proctodéal qui suit la jonction ; D, *Termes*, vue latérale ; E, *Basidentitermes*, vue latérale ; F, *Promirotermes*, face interne ; G, *idem*, face externe ; N., Nodule malpighien.

du segment mixte est séparé en deux parties par une mince bande de tissu proctodéal, au tiers antérieur environ. Ainsi, la partie postérieure du segment mixte n'est plus du tout en continuité avec l'intestin moyen. En réalité, la séparation des deux parties n'est pas aussi complète, car le repli

d'épithélium proctodéal qui borde la jonction mésentéron-proctodeum est continu. Comme l'indique la figure 5 C, ce repli s'insinue entre les deux parties du tissu mésentérique, de part et d'autre du plan de symétrie, mais les bords droit et gauche du repli ne confluent pas et n'atteignent pas la ligne médiane.

Chez *Promirotermes*, la séparation est encore plus nette (fig. 5 F, G), le segment mixte est court, mais très large dans la partie postérieure. Celle-ci comporte un bourrelet annulaire, interrompu sur la face interne et formé d'épithélium mésentérique; ce bourrelet n'est pas en continuité avec l'épithélium de l'intestin moyen proprement dit, mais, comme chez *Cubitermes*, le repli proctodéal assure la liaison sur la face externe.

C) LES TUBES DE MALPIGHI

a) Insertion des tubes de Malpighi.

Toujours au nombre de quatre, les tubes de Malpighi s'insèrent toujours sur la face interne, à la jonction proctodeum-mésentéron, c'est-à-dire à la partie la plus antérieure du segment mixte.

Dans les genres *Crenetermes*, *Apilitermes*, *Ophiotermes*, *Euchilotermes*, *Megagnathotermes*, les quatre tubes confluent en un même point, de la même façon que les *Thoracotermes*.

Chez *Pericapritermes*, les deux paires de tubes de Malpighi débouchent séparément de part et d'autre de la ligne médiane (fig. 5 A).

Dans les genres *Termes*, *Noditermes*, *Procubitermes*, *Orthotermes*, *Basidentitermes*, *Capritermes*, *Fastigitermes*, *Proboscitermes*, les quatre tubes de Malpighi ne débouchent pas directement dans l'intestin mais s'attachent sur un nodule en saillie (fig. 5 D, E). Ce nodule, ou *nodule malpighien*, est une hernie de la paroi intestinale; la partie mésentérique et la partie proctodéale participent à l'évagination; la partie antérieure est formée par l'épithélium mésentérique; la partie postérieure, par la paroi proctodéale.

Chez *Termes* (fig. 5 D), le nodule malpighien est un ovoïde dont la longueur est un peu inférieure au diamètre de l'intestin moyen; la partie mésentérique est nettement plus développée que la partie proctodéale, et les quatre tubes de Malpighi confluent à la jonction de ces deux parties dans la région axiale.

Dans les genres *Noditermes*, *Procubitermes*, *Orthotermes*, le nodule malpighien a même aspect et mêmes proportions; il est plus petit chez *Capritermes*, *Proboscitermes* et, surtout, chez *Fastigitermes*. Il s'allonge, au contraire, chez *Basidentitermes*, en un boudin plus ou moins contourné, à l'extrémité duquel sont insérés les tubes de Malpighi (fig. 5 E).

Tuberculitermes montre une insertion des tubes de Malpighi analogue à celle de *Thoracotermes*, mais, juste en avant, on peut observer une petite hernie de l'intestin moyen, légère évagination qu'on doit interpréter comme l'amorce d'un nodule malpighien.

b) Rapports des tubes de Malpighi avec le segment mixte.

Dans tous les genres observés, les tubes de Malpighi forment un peloton serré à la face externe du segment mixte (c'est-à-dire en regard de la partie mésentérique de celui-ci). L'étude des coupes histologiques nous a montré en toute netteté qu'à ce niveau l'intestin et le peloton malpighien étaient entourés d'une très mince *membrane conjonctive* séparant l'ensemble de la cavité générale et du tissu adipeux. A cause de la fragilité et de la minceur extrême de cette membrane, nous ne pouvons préciser exactement où elle s'insère. Il importe de souligner cette association entre les tubes de Malpighi et une région très particulière du mésentéron.

D) INTESTIN POSTÉRIEUR**1° Disposition générale.**

L'intestin postérieur est toujours nettement plus long à lui seul que les intestins antérieur et moyen réunis. Après le segment mixte, on observe un rétrécissement plus ou moins marqué, puis le tube digestif présente une dilatation (*première panse*) plus ou moins importante, aboutissant à la valvule entérique. A celle-ci fait suite une *deuxième panse*, volumineuse mais assez irrégulière. Au-delà, l'intestin se présente comme un long boyau, plus ou moins élargi dans sa partie moyenne, se terminant par une *ampoule rectale* allongée dans le sens antéro-postérieur.

Tels sont les caractères communs à tous les genres étudiés, mais un examen plus détaillé permet de reconnaître deux types distincts, quoique ne différant pas radicalement.

a) **Type Thoracotermes**, rencontré dans les genres *Thoracotermes*, *Crenetermes*, *Apilitermes*, *Cubitermes*, *Procubitermes*, *Noditermes*, *Megagnathotermes*, *Ophiotermes*, *Euchilotermes*, *Basidentitermes*, *Orthotermes*, *Proboscitermes*, *Tuberculitermes*, *Fastigitermes*. Dans ce type, l'intestin postérieur se caractérise par :

— Première panse bien individualisée, de forme régulière, limitée antérieurement par un rétrécissement muni d'un sphincter et, postérieurement, par la valvule entérique.

— La deuxième panse présente latéralement, et du côté droit, un *diverticule aveugle* ne communiquant avec la deuxième panse que par un orifice très étroit.

Dans tous les genres cités ci-dessus, la disposition est remarquablement *uniforme*, les variations portant seulement sur le développement relatif des différents segments, variations dont il ne faut pas exagérer l'importance, étant donné la contractilité de l'intestin postérieur, et notamment de la seconde panse. Dans la plupart des cas, la deuxième

panse est nettement plus grosse que la première, comme chez *Thoracotermes* ; en revanche, *Noditermes* et *Procubitermes* possèdent une première panse supérieure ou égale

en volume à la seconde ; ces deux genres montrent également un développement maximum du diverticule aveugle, dont le volume peut égaler ou même dépasser celui de la deuxième panse. Le genre *Ophiotermes* se signale par la forme *spiralée* du diverticule, alors que, dans tous les autres cas, ce dernier est grossièrement sphérique ou ovoïde.

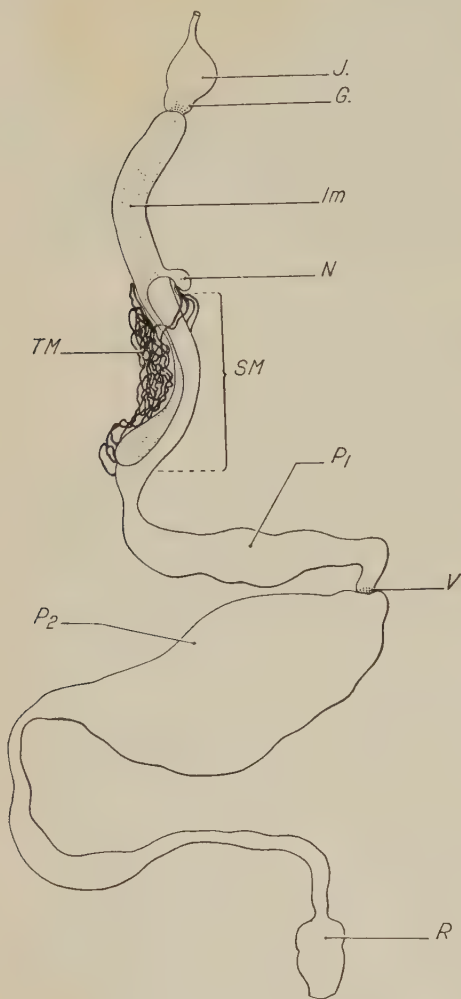


FIG. 6. — *Termes hospes*, vue d'ensemble du tube digestif.

G., gésier ; I. m., intestin moyen ; J., jabot ; N., nodule malpighien ; P₁, P₂, première et deuxième panse de l'intestin postérieur ; R., ampoule rectale ; S. M., segment mixte ; T. M., tubes de Malpighi ; V., valvule entérique.

b) Type *Termes*. — Les genres *Termes*, *Pericapritermes*, *Capritermes* et *Promirotermes* montrent deux différences avec le type précédent : la première panse a une forme irrégulière, et il n'existe pas de diverticule aveugle.

Chez *Termes* (fig. 6), le segment précédant la valvule entérique est allongé et très faiblement dilaté, ce n'est que par analogie avec les autres genres qu'on peut lui donner le nom de première panse ; la deuxième panse, en revanche, est très volumineuse. *Capritermes* montre une disposition identique. Chez *Pericapritermes*, la première panse est mieux indiquée : peu après le segment mixte, l'intestin présente un coude au niveau duquel est un sphincter assez net qui commande l'entrée de la première panse ; celle-ci est assez dilatée mais courbée sur elle-même, ayant à peu près la forme d'un estomac humain. Au-delà de la valvule entérique, la

deuxième panse est beaucoup plus volumineuse. *Promirotermes* présente un aspect assez différent, car c'est la première panse qui est de beaucoup la plus développée (beaucoup plus grosse que la tête de l'ouvrier) ; elle commence juste après le segment mixte, par un sphincter assez net, et

se présente comme un sac à parois minces, un peu allongé dans le sens antéro-postérieur, mais de forme irrégulière; après la valvule entérique, la deuxième panse est beaucoup plus petite, quoique bien indiquée.

Différence plus nette : dans les quatre genres précités, la deuxième panse ne montre *aucun diverticule latéral*.

2° La garniture d'épines du sphincter antérieur.

Au niveau du sphincter qui commande l'entrée de la première panse, l'intima, dans tous les genres étudiés, est munie d'épines dirigées vers l'arrière, et la répartition de ces épines est symétrique par rapport à un plan (plan de symétrie du segment mixte).

Dans certains genres, la garniture épineuse commence au sphincter lui-même et s'étend sur la partie antérieure de la première panse (*Thoracotermes*, *Cubitermes*, *Ophiotermes*, *Basidentitermes*, *Promirotermes*). Mais, en général, les épines sont présentes *en avant* du sphincter et, vers l'arrière, s'arrêtent à la limite postérieure du dit sphincter.

D'un genre à l'autre, le détail de la garniture épineuse varie passablement. Il ne nous paraît pas utile de décrire chaque cas en détail, car il semble exister de notables variations entre les espèces d'un même genre. Une mention spéciale doit être faite pour *Pericapritermes* : au niveau du sphincter, on n'observe que des épines extrêmement petites, mais, en arrière, existent deux rangées d'épines courtes mais robustes, insérées sur deux lignes longitudinales un peu incurvées, de part et d'autre du plan de symétrie de cette région; chaque rangée compte de sept à treize épines, le nombre pouvant varier d'un côté à l'autre du même animal. En outre, la plus grande courbure de la première panse est garnie de petits mamelons terminés par une épine, assez espacés les uns des autres. Nous n'avons rencontré de structures équivalentes dans aucun autre genre (1).

3° La valvule entérique.

Nous avons déjà dit (p. 453) que l'existence d'une valvule entérique était générale chez les Termitinæ et que sa position était constante, entre la première et la deuxième panse.

Entonnoir dont la partie postérieure est à double paroi, cette valvule présente une armure chitineuse complexe sur sa surface *interne*, armure obéissant à une symétrie axiale d'ordre 3.

Là encore, deux types bien caractérisés peuvent être distingués.

a) **Type *Thoracotermes*.** — Valvule portant douze replis longitudinaux armés d'épines nombreuses et allongées; six bourrelets principaux

(1) Il faut réserver le cas de *Capritermes*, car nous n'avons disposé que d'un très petit nombre d'exemplaires, conservés dans l'alcool.

alternent avec six bourrelets intermédiaires plus courts et beaucoup moins saillants; les six replis principaux sont, eux-mêmes, de deux tailles différentes mais identiquement armés, un plus court alternant avec un plus long; la différence de taille est souvent très faible, donnant, de prime abord, l'impression d'une symétrie d'ordre 6. Dans certains genres, une symétrie *bilatérale* tend à se superposer à la symétrie axiale primitive.

Les quatorze genres étudiés qui appartiennent à ce type montrent une remarquable unité dans la structure de la valvule entérique (voir Pl. I). Pourtant, dans le détail, chaque genre montre des caractères qui lui sont propres; aussi croyons-nous utile de les décrire avec quelque détail. Les principales variations portent sur les points suivants: taille, forme et densité des épines portées par les bourrelets principaux et secondaires. Structure des bourrelets et, en particulier, importance relative des parties antérieure (à épines couchées vers l'arrière) et postérieure (à épines dressées). Enfin, nous accorderons une attention particulière aux *éléments de symétrie*.

Crenetermes possède une valvule entérique très analogue à celle de *Thoracotermes*; les bourrelets principaux sont moins élargis à l'avant, les bords latéraux, droits, convergent régulièrement vers l'arrière; les bourrelets de premier et deuxième ordre diffèrent très peu (symétrie apparente d'ordre 6). Armure épineuse un peu plus fournie que chez *Thoracotermes*, distinction entre parties antérieure et postérieure pas très accusée. Dans la partie antérieure des bourrelets principaux (partie qui occupe les deux tiers de leur longueur), les épines médianes sont courtes (6 à 12 μ) mais très robustes, à pointe mousse; les épines latérales sont longues (20 à 50 μ) et fines. Dans la partie postérieure, les épines se redressent progressivement d'avant en arrière, les dernières, très longues, sont courbées en S; après la courbure habituelle à concavité antérieure, l'extrémité distale se replie vers l'arrière.

Les bourrelets intermédiaires en forme de triangle allongé à pointe postérieure ont une garniture plus fournie que chez *Thoracotermes*, beaucoup moins différenciée que celle des bourrelets principaux mais du même type (épines antérieures plus courtes et plus fortes que les postérieures).

Apilitermes est extrêmement voisin des types précédents, mais avec des épines moins fournies et moins puissantes. Un peu moins larges que ceux de *Thoracotermes*, les bourrelets principaux présentent une symétrie d'ordre 6 presque parfaite, et leurs parties antérieure et postérieure, d'égal développement, sont peu distinctes. Les épines les plus longues (30 μ) se trouvent vers le quart antérieur et diminuent ensuite régulièrement de taille vers l'arrière, jusqu'à la moitié, puis elles se redressent progressivement, et les dernières sont courbées vers l'avant, les plus longues épines postérieures ne dépassent pas 25 μ de longueur.

Les bourrelets intermédiaires ont une armure très réduite, surtout dans la partie postérieure.

Basidentitermes montre des bourrelets principaux allongés et étroits, à bords rectilignes convergeant légèrement vers l'arrière, de deux tailles peu différentes. Les parties antérieure et postérieure de ces bourrelets ne diffèrent que par la direction des épines; dans la partie antérieure, les épines, couchées vers l'arrière, sont courtes ($20\ \mu$ au maximum) et peu serrées, les épines latérales plus fines que les médianes; la partie postérieure, qui commence à peu près à la moitié du bourrelet, est marquée par un redressement des épines qui, tout à fait en arrière, sont légèrement courbées vers l'avant.

Les bourrelets intermédiaires ont une armure très réduite, surtout dans la partie postérieure.

Orthotermes. Les bourrelets principaux sont plus courts, et leurs bords latéraux plus convergents vers l'arrière que dans le genre précédent; différence de taille peu marquée (apparence d'une symétrie d'ordre 6); parties antérieure et postérieure des bourrelets bien distinctes; la partie antérieure, un peu plus courte que la postérieure, est garnie de quatre à cinq rangées d'épines très robustes (taille maximum : longueur, $20\ \mu$; largeur à la base, $5\ \mu$); en outre, les bords portent une rangée d'épines latérales beaucoup plus fines. Une légère dépression marque le début de la partie postérieure, à épines dressées dont le diamètre basilaire n'excède pas $3\ \mu$. Les dernières épines sont faiblement courbées vers l'avant.

Les bourrelets intermédiaires ont une armure de même type, mais réduite; les épines postérieures y sont courtes et très fines.

Fastigitermes ressemble beaucoup aux genres précédents; les bourrelets principaux sont pratiquement tous identiques (symétrie d'ordre 6), ils sont un peu plus élargis, à bords rectilignes convergeant régulièrement vers l'arrière. La partie antérieure occupe les deux tiers de la longueur totale; les épines, peu serrées, diminuent de longueur d'avant en arrière, les épines latérales étant très fines, beaucoup plus que les médianes. Dans la partie postérieure, non nettement séparée de la précédente, les épines se redressent, et leur longueur augmente d'avant en arrière, en même temps qu'elles se courbent (courbure à concavité antérieure); les dernières épines, à l'extrémité de la valvule, sont de véritables crochets.

Les bourrelets intermédiaires, peu développés, portent en avant quelques épines assez fortes penchées vers l'arrière, bien groupées; plus en arrière, il n'y a plus que des épines courtes, extrêmement fines.

Proboscitermes (Pl. I, fig. 2). Les bourrelets principaux ont une armure épineuse très fournie et très régulière; leur longueur est alternativement de 400 et $350\ \mu$; la partie antérieure occupe au moins les quatre cinquièmes de la longueur totale, les épines médianes diminuent de longueur d'avant en arrière (de 30 à $10\ \mu$), les épines latérales, très serrées, ont une longueur à peu près uniforme (20 à $25\ \mu$), mais leur diamètre basilaire croît d'avant en arrière. Cette partie antérieure se termine par une saillie transversale

armée d'épines très robustes, cette différenciation étant beaucoup plus marquée dans les bourrelets de premier ordre. Cette saillie correspond à l'entrée de la partie étroite de la valvule (correspondant à la tige de l'entonnoir). La partie postérieure, engagée dans la tige de l'entonnoir, est beaucoup moins saillante, elle est garnie d'épines courtes et dressées, qui, vers l'arrière, présentent une légère courbure à concavité antérieure. Les bourrelets intermédiaires sont à peine marqués, avec des épines extrêmement petites.

Megagnathotermes (Pl. I, fig. 3). — Armure puissante et régulière, à symétrie d'ordre 3 bien marquée (longueur des bourrelets de premier et de second ordre : 750 et 600 μ). Les bourrelets principaux sont larges et brusquement rétrécis au quart postérieur. La partie antérieure est donc de beaucoup la plus importante; elle est armée d'épines serrées et régulières, de 20 à 25 μ de long, plus courtes vers l'arrière; les épines latérales, au contraire, augmentent de taille d'avant en arrière. La partie postérieure, étroite, saille très fortement; dans les bourrelets de premier ordre, elle se termine par un léger renflement; d'avant en arrière, les épines, très robustes, sont d'abord très courtes (10 μ), puis plus longues, et, enfin, recourbées vers l'avant.

Les bourrelets intermédiaires sont nettement indiqués par une armure de petites épines qui s'inscrivent dans deux triangles à pointe postérieure; le triangle antérieur possède des épines assez fortes, diminuant de taille d'avant en arrière, le triangle postérieur a des épines beaucoup plus fines, dont la longueur croît d'avant en arrière.

Cubitermes (Pl. I, fig. 4). — Les bourrelets principaux sont allongés, étroits, à bords convergeant très légèrement vers l'arrière, presque parallèles. Les bourrelets du premier et du second ordre sont de longueur peu différente. Chaque bourrelet comporte les deux parties habituelles, sans limite tranchée; la partie antérieure occupe environ les deux tiers de la longueur totale; les épines médianes (quatre ou cinq rangées) sont courtes et robustes, leur longueur diminue d'avant en arrière (de 25 à 10 μ); les épines latérales, plus fines, sont absentes du quart antérieur et ont, ensuite, une longueur à peu près uniforme (40 à 50 μ). La partie postérieure, plus saillante, porte de très puissantes épines dressées (longueur maximum : 50 μ), plus nombreuses sur les bourrelets de premier ordre; droites en avant, ces épines présentent, vers l'arrière, une courbure à concavité antérieure, courbure maximum dans les épines terminales.

Entre les bourrelets principaux, il n'y a pas, à proprement parler, de bourrelets intermédiaires, mais la paroi est tapissée de petites épines peu serrées; ces épines diminuent de longueur d'avant en arrière, mais, au niveau de la partie postérieure des bourrelets principaux, on trouve des épines dressées un peu plus fortes.

Procubitermes et Noditermes. — Si, dans ces genres, la valvule (fig. 5,

pl. I) présente, apparemment, une symétrie radiaire comme dans les précédents, un examen attentif permet de déceler l'apparition d'une *symétrie bilatérale*. Il est facile de distinguer, parmi les bourrelets principaux, ceux du premier et ceux du second ordre, dont la longueur est nettement différente, mais des mesures répétées permettent d'affirmer que l'un des bourrelets du premier ordre a une longueur maximum et qu'il est encadré par deux bourrelets du deuxième ordre ayant, au contraire, une longueur minimum. Cette disposition apparaît nettement dans la figure 5 de la Planche I.

On doit noter, en particulier, que le plus long bourrelet dépasse tous les autres vers l'arrière, s'engageant dans la partie la plus étroite de la valvule.

Chez *Procubitermes*, la structure des bourrelets principaux est sensiblement la même, quelle que soit leur longueur; ils sont très étroits, à bords rectilignes, convergeant légèrement vers l'arrière; la partie antérieure, à épines couchées, occupe un peu plus de la moitié de la longueur totale; elle est munie d'épines peu serrées, pas très robustes, les épines latérales, plus longues et fines, augmentent de longueur d'avant en arrière; on passe progressivement à la partie postérieure, où les épines, dressées, deviennent nettement plus longues, mais assez fines, les dernières étant courbées vers l'avant.

Les bourrelets intermédiaires, non saillants ou à peine, sont marqués seulement par une large plage de petites épines peu serrées; la partie tout à fait postérieure porte quinze à vingt épines longues et très fines, dressées.

Noditermes est extrêmement voisin; les bourrelets principaux, plus larges dans leur partie antérieure, ont une garniture épineuse du même type mais un peu plus fournie et plus robuste.

Les bourrelets intermédiaires, plus étroits, présentent une partie antérieure à épines couchées assez fortes, bien distinctes de la partie postérieure, à très petites épines dressées.

*Ophioterme*s (Pl. I, fig. 7) montre, comme les deux genres précédents, une *symétrie bilatérale*, peu marquée d'ailleurs: parmi les bourrelets principaux, il en est un plus long que les autres, qui les dépasse tous en arrière, et s'arrête juste à l'orifice de la valvule dans la deuxième panse.

Les bourrelets principaux sont larges en avant, leurs bords latéraux convergeant d'abord fortement, puis plus faiblement; l'extrémité postérieure des bourrelets de premier ordre est légèrement élargie. Tous ces bourrelets sont puissamment armés: la partie antérieure (qui occupe les deux tiers de la longueur totale) a une garniture extrêmement dense d'épines assez courtes mais robustes; on passe progressivement à la partie postérieure, à épines dressées, plus longues mais moins serrées; seules les dernières épines montrent une très légère courbure vers l'avant.

Les bourrelets intermédiaires sont très nets et bien armés: ils s'étendent dans la partie postérieure de la valvule, au niveau de la partie étroite des bourrelets principaux; larges et ovalaires, ils portent de très nombreuses

épines, longues et fines, très régulièrement couchées vers l'arrière, formant une véritable toison.

Tuberculitermes ressemble étroitement à *Ophioterme*s : symétrie bilatérale faiblement indiquée, forme des bourrelets principaux, développement des bourrelets intermédiaires, allure générale de la garniture épineuse.

On peut noter comme différences : les bourrelets principaux portent des épines moins serrées et moins robustes, les épines postérieures, longues et fines, sont recourbées irrégulièrement vers l'avant, les bourrelets intermédiaires ont une garniture serrée de poils longs et très fins, souples, qui ont parfois tendance à s'enchevêtrer les uns dans les autres. L'aspect général est moins régulier que chez *Ophioterme*s.

*Euchiloterme*s (Pl. I, fig. 6). — Dans ce genre, la symétrie bilatérale de la valvule est extrêmement marquée. L'un des bourrelets principaux a pris un développement considérable par sa taille et, plus encore, par sa garniture épineuse.

Ce bourrelet hypertrophié est très large dans la partie antérieure (225 μ) et se rétrécit rapidement pour atteindre une largeur de 100 μ dans sa partie moyenne ; il se dilate ensuite à nouveau jusqu'à 160 μ environ. Son extrémité postérieure dépasse légèrement l'extrémité libre de la valvule et pénètre donc dans la deuxième panse. Dans la valvule même, la garniture épineuse de ce bourrelet est d'un type banal, formée d'un revêtement uniforme d'épines courtes mais assez fortes, régulièrement serrées (cf. *Ophioterme*s). Vers l'extrémité postérieure, les épines deviennent plus longues et dressées, mais la particularité la plus remarquable est formée par un bouquet de très longues soies (jusqu'à 200 μ), insérées à l'extrémité postérieure, et flottant dans la deuxième panse. Ce bouquet, très dense (plusieurs centaines de soies), s'étale dans la deuxième panse en se recourbant en direction centrifuge, avec concavité dirigée vers l'avant, si bien que l'ensemble dessine, au-delà de l'ouverture de la valvule, une demi-couronne divergente.

Les cinq autres bourrelets principaux, nettement moins importants, ont une garniture épineuse du même type, mais ne possèdent pas les très grandes soies postérieures décrites ci-dessus ; tous ces bourrelets s'arrêtent d'ailleurs avant l'extrémité postérieure de la valvule entérique. Parmi ces cinq bourrelets, on peut encore reconnaître deux bourrelets du premier ordre (le troisième étant l'énorme bourrelet décrit précédemment) et trois bourrelets du deuxième ordre, plus petits, alternant avec les premiers ; les trois bourrelets du deuxième ordre sont de taille inégale, le plus petit (250 μ de longueur) est situé à l'opposé du grand bourrelet ; les deux autres, sensiblement égaux (300 μ), sont situés, au contraire, de part et d'autre de ce grand bourrelet.

Les bourrelets intermédiaires sont bien visibles, mais obéissent également à une nette symétrie bilatérale ; ceux qui encadrent le grand bourrelet présentent un développement maximum : pas très saillants,

mais très larges, ils sont couverts d'épines assez fines, non pas couchées en arrière comme d'habitude, mais insérées *obliquement*, la pointe étant tournée du côté opposé au grand bourrelet ; l'inclinaison latérale est maximum, d'une part, vers le quart antérieur, d'autre part, dans la région postérieure ; ailleurs, les épines sont presque longitudinales ; comme l'obliquité varie de façon continue d'une zone à une autre, l'aspect général dessine un S. Ajoutons encore que la longueur des épines augmente légèrement d'avant en arrière. Les autres bourrelets intermédiaires sont beaucoup moins développés, surtout ceux qui encadrent le plus petit bourrelet principal ; ils sont assez irrégulièrement garnis d'épines fines, à pointe tournée vers l'arrière, les postérieures étant généralement les plus longues.

b) Type Termes (Pl. II, fig. 10 et 11). — La valvule entérique est considérablement moins développée et plus simple que dans les genres précédents. La valvule elle-même est beaucoup plus courte, l'invagination dans la deuxième panse moins prononcée.

Termes. Le bord interne de la valvule porte six replis longitudinaux, que nous pouvons homologuer aux bourrelets principaux du type *Thoracotermes* ; s'ils font nettement saillie dans la cavité intestinale, leur relief est beaucoup moins accusé que dans les cas précédents. Ces six bourrelets sont alternativement de deux sortes : bourrelets du premier et du deuxième ordre (*symétrie d'ordre 3*) ; ceux du premier ordre sont un peu plus saillants et ont des épines plus fortes ; la différence entre les deux sortes de bourrelets est très nette chez *Termes baculi* (fig. 10, Pl. II), mais à peine décelable chez *T. hospes*.

La garniture épineuse de chaque bourrelet est incomparablement plus faible que dans le type *Thoracotermes* et se réduit à une vingtaine de petits tubercules pointus, coniques ; les antérieurs ont la pointe tournée vers l'arrière, mais, dans la partie postérieure, ils sont dressés ou même inclinés vers l'avant ; c'est dans la région moyenne qu'on trouve les tubercules les plus gros (longueur, 12 μ ; largeur à la base, 8 μ) ; les plus petits, à l'extrémité postérieure, n'ont pas plus de 3 μ de longueur.

Pericapritermes. La valvule entérique présente un aspect extrêmement analogue au genre *Termes*, mais un examen attentif permet de déceler une *symétrie bilatérale*, très discrète encore : le bourrelet situé dans le prolongement de la plus grande courbure de la première panse est le plus développé ; à partir de lui, les autres bourrelets diminuent de taille de part et d'autre, le bourrelet lui faisant face étant le plus petit. L'armure de ces bourrelets est du même type que chez *Termes*, plus ou moins développée suivant les espèces : chez *Pericapritermes chiasognathus* (fig. 11, Pl. II), les épines sont bien sclérifiées et un peu plus nombreuses (quarante épines sur le plus grand bourrelet) ; il y a, en outre, quelques épines *entre* les bourrelets, tandis que, chez *P. urgens*, les épines sont très petites, mal différenciées et complètement absentes entre les bourrelets.

Capritermes. Faute de matériel suffisant, notre étude n'a pas toute la précision souhaitable ; nous pouvons affirmer que la valvule entérique est extrêmement voisine des types précédents, avec six bourrelets très faiblement armés de minuscules épines dressées. Nous avons cru déceler une symétrie bilatérale analogue à celle de *Pericapritermes*, mais nous ne pouvons être affirmatifs.

Promirotermes. C'est ce genre qui nous a montré la valvule entérique la moins différenciée ; les six bourrelets sont toujours bien visibles, mais leur garniture épineuse est presque nulle. La valvule étant très contractile, l'intima chitineuse très mince des bourrelets est irrégulièrement plissée ; sa surface porte, çà et là, de minuscules pointes aiguës (3 à 4 μ de longueur), très fines et transparentes. Étant donné le caractère déformable de la valvule et des bourrelets, nous n'avons pas pu juger exactement si les six bourrelets étaient égaux ou non, s'il existait une ébauche de symétrie bilatérale.

E) LE TUBE DIGESTIF DE CERATOTERMES (fig. 7)

Intestin antérieur. — Le *jabot* est très volumineux, en forme de sac allongé atteignant le tiers postérieur de l'abdomen ; il diminue de diamètre en arrière pour déboucher dans le *gésier*, qui n'en est pas nettement séparé, mais ce gésier possède une paroi plus épaisse ; d'une part, la musculature circulaire est plus développée. d'autre part, l'épithélium est formé de cellules plus hautes. Ce gésier est armé suivant six bandes longitudinales ; celles-ci ne forment pas de bourrelets, ne sont pas en saillie ou à peine et sont seulement marquées par une garniture d'épines couchées vers l'arrière ; ces épines, longues de 20 μ , fines mais à base élargie (3 à 5 μ), sont serrées, imbriquées sur les six bandes longitudinales, chaque bande n'ayant pas plus de 50 μ de longueur et portant une vingtaine d'épines.

La *valvule œsophagienne*, qui fait suite, est *extrêmement courte*. La partie invaginée dans l'intestin moyen n'a que 40 μ de longueur, contrairement à celle de tous les genres précédents.

Si l'*intestin moyen* n'offre rien de particulier, sa jonction avec l'intestin postérieur est bien différente de celle des autres *Termitinæ*. La limite *mésentéron-proctodeum* est normale (cercle perpendiculaire à l'axe de l'organe), il n'y a donc pas de segment mixte. Les quatre tubes de Malpighi, renflés dans leur région proximale, s'insèrent sur cette limite et débouchent, indépendamment, aux extrémités de deux diamètres perpendiculaires. Cette région du tube digestif présente donc une symétrie axiale et non pas bilatérale.

Les tubes de Malpighi ont, avec le début de l'intestin postérieur, des contacts très étroits. Le premier segment du proctodeum est un tube à section circulaire, prolongeant directement l'intestin moyen et se jetant, après un rétrécissement peu marqué, dans la première panse. Tout autour

de ce segment et de la partie antérieure de la première panse, les tubes de Malpighi sont étroitement appliqués contre le tube digestif, suivant un

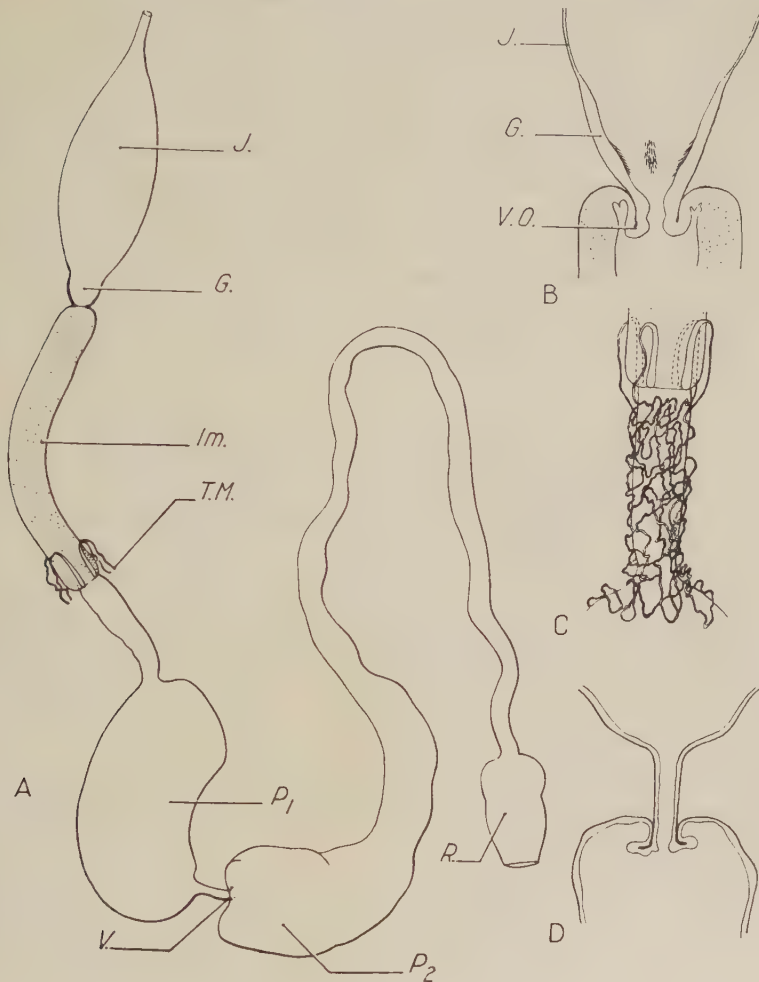


FIG. 7. — *Ceratotermes valens*.

A, ensemble du tube digestif ; B, section longitudinale du gésier et de la valvule œsophagienne ; C, insertion des tubes de Malpighi et disposition de ces tubes autour du début de l'intestin postérieur ; D, section longitudinale de la valvule entérique.

G., gésier ; I. m., intestin moyen ; J., jabot ; P₁, P₂, première et deuxième panse de l'intestin postérieur ; R., ampoule rectale ; T. M., tubes de Malpighi ; V., valvule entérique ; V. O., valvule œsophagienne.

trajet très sinueux, si bien qu'ils forment un véritable feutrage doublant la paroi intestinale.

Cette paroi est d'ailleurs d'une minceur extrême ; dans les préparations, on ne distingue nettement que la musculuse, l'épithélium et son intima sont presque indiscernables.

Une *membrane conjonctive* extrêmement fine, mais bien visible sur les coupes histologiques, enveloppe l'ensemble.

La *première panse*, très volumineuse, aboutit postérieurement à un segment court, très étroit, qui communique avec la deuxième panse par la *valvule entérique*. Cette valvule est, ici, bien particulière. N'ayant plus du tout la forme d'un entonnoir, elle est constituée par l'invagination, dans la deuxième panse, du segment étroit précédent (fig. 7 D). L'extrémité postérieure de la valvule (bord libre dans la deuxième panse) est dilatée, l'ensemble formant une sorte de bouton à l'entrée de la deuxième panse. Cette valvule, bordée d'une intima mince, est *complètement inerte*.

La *deuxième panse*, moins large que la première mais plus allongée, diminue progressivement de diamètre et passe insensiblement à un long tube étroit, aboutissant finalement au rectum.

Cet intestin postérieur, très long, ne présente aucune différenciation chitineuse.

III. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A) *Caractères généraux du tube digestif des Termitinæ.*

Mis à part le genre *Ceratotermes*, tous les genres étudiés ici présentent une homogénéité certaine quant à la structure de leur tube digestif ; les homologies s'établissent sans difficultés, et la sous-famille des Termitinæ ainsi comprise constitue incontestablement un ensemble naturel. Rappelons les caractères du tube digestif communs à tous les genres, caractères qu'il conviendrait d'inclure dans la définition du groupe :

— Limite entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur très oblique par rapport à l'axe du tube digestif, si bien qu'il existe un *segment mixte* bien développé, dont une des faces est faite d'intestin moyen, l'autre d'intestin postérieur.

— Quatre tubes de Malpighi, aboutissant à la partie la plus antérieure de la jonction mésentéron-proctodeum. Les tubes de Malpighi forment un peloton appliqué contre la face mésentérique du segment mixte, l'ensemble étant enfermé dans une membrane conjonctive.

— Intestin postérieur long, comprenant deux dilatations successives, d'importance variable, séparées par une *valvule entérique* portant, *intérieurement*, des replis longitudinaux garnis d'épines. Symétrie de la valvule d'ordre 3, à laquelle se superpose parfois une symétrie bilatérale.

Les Termitinæ ainsi définis se séparent nettement des Apicotermitinæ (GRASSÉ et NOIROT, 1954), dont le tube digestif présente les caractères suivants :

— jonction normale entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur, pas de segment mixte ;

— quatre tubes de Malpighi débouchant séparément *dans* l'intestin moyen ;

— valvule entérique située *tout au début* de l'intestin postérieur, comptant six valves puissamment armées sur leur face *externe* (fig. 8).

Le genre *Ceratotermes* nous pose un problème difficile, car son tube digestif diffère nettement de celui des autres Termitinæ. Les différences notées dans la structure du gésier et de la valvule entérique ne sont pas radicales ; il n'en est pas de même du début de l'intestin postérieur et de sa jonction avec l'intestin moyen, ainsi que des tubes de Malpighi ; il est difficile de concevoir l'origine de telles dispositions à partir du plan général.

A coup sûr, *Ceratotermes* occupe une situation très particulière parmi les Termitinæ, et son tube digestif porte la marque d'une évolution divergente, très précoce. On peut même se demander si ce genre est bien à sa place dans la sous-famille des Termitinæ. D'abord confondu avec *Labiotermes*

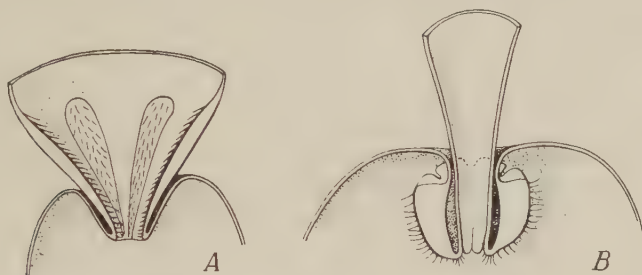


FIG. 8. — A, valvule entérique d'un Termitinæ (*Thoracotermes*) en section longitudinale ; B, *idem* chez un Apicotermite (*Trichotermes*). — Chez les Termitinæ, l'armure chitineuse est située sur la face *interne* de la valvule ; chez les Apicotermite, la valvule est divisée en six valves, puissamment armées sur leur face *externe*.

par HOLMGREN (1909), et inclus dans sa « *Syntermes-Reihe* », c'est-à-dire les Nasutitermitinæ, le genre fut individualisé par SILVESTRI (1914), qui le plaçait au voisinage d'*Orthotermes*. La position de *Ceratotermes* parmi les Termitinæ a été confirmée par AHMAD (1950) et EMERSON (1952) ; contentons-nous, pour l'instant, de noter sa position particulière, et attendons, pour discuter plus en détail de sa position systématique, de connaître le tube digestif des autres sous-familles de Termitinæ.

B) Le tube digestif et les rapports phylogénétiques chez les Termitinæ.

Les caractères que nous avons mis en évidence peuvent nous aider à comprendre l'évolution complexe de cette sous-famille. Bien entendu, il faut également tenir compte des autres caractères anatomiques et morphologiques des différents genres, mais il nous paraît que le tube digestif, par la variété et la précision des caractères génériques, apporte des données particulièrement claires.

1^o Dès l'abord se dégage la conclusion suivante : les Termitinæ comprennent deux types nettement tranchés dans l'anatomie intestinale, type *Thoracotermes* et type *Termes*.

Le type *Termes* présente des caractères nettement plus primitifs, dont le plus remarquable est la structure de l'intestin antérieur, qui a conservé intégralement la disposition que présentent tous les Termites inférieurs (1) ; mais il faut noter également l'absence de diverticule aveugle dans l'intestin postérieur. La structure de la valvule entérique constitue aussi un caractère qui définit nettement cette lignée, mais nous n'affirmerons pas que la simplicité de cette valvule est primitive par rapport aux structures homologues de la lignée de *Thoracotermes* ; on peut aussi bien concevoir une simplification secondaire, une évolution régressive de cet organe.

Aucun des genres *Termes*, *Promirotermes*, *Capritermes*, *Pericapritermes*, qui constituent ce premier phylum, ne représente l'ancêtre de la lignée des *Thoracotermes*. La morphologie des soldats, en particulier la spécialisation de leurs mandibules, interdit de voir un rapport de filiation entre les deux lignées. AHMAD (1950), se basant sur les mandibules des ouvriers et des imago, aboutit d'ailleurs à des conclusions analogues. Il faut donc considérer que la sous-famille des Termitinæ s'est séparée assez tôt en deux lignées ayant évolué indépendamment.

2° Les quatre genres que nous pouvons actuellement placer dans le phylum *Termes* ne peuvent pas être rangés en une série linéaire, mais sont l'aboutissement d'autant de radiations évolutives. Certes, *Promirotermes* paraît avoir atteint un degré d'évolution supérieur, par la structure du segment intestinal mixte, mais la présence de rangées d'épines sur les flancs de la première panse traduit également une spécialisation propre au genre *Pericapritermes*.

3° Dans la seconde lignée, correspondant au type *Thoracotermes*, on peut tenter de classer les genres par degré d'évolution croissante. Les genres *Thoracotermes*, *Apilitermes*, *Crenetermes*, très proches les uns des autres, paraissent les moins spécialisés, par les caractères de la valvule entérique, et surtout la faible différenciation du segment mixte. *Megagnathotermes* en est peu éloigné, mais la valvule entérique a une garniture épineuse mieux différenciée. *Orthotermes*, *Basidentitermes*, *Fastigitermes*, *Proboscitermes* forment un groupe de genres apparentés (caractères de la valvule entérique), mais à segment mixte plus évolué (allongement général, dilatation de la portion mésentérique postérieure). *Cubitermes* se place en marge, par l'ornementation de la valvule entérique, et surtout par les caractères particuliers du segment mixte. *Procubitermes* et *Noditermes* se rattachent assez naturellement au groupe *Orthotermes-Proboscitermes*, mais la valvule entérique présente un début de symétrie bilatérale, traduisant une évolution plus poussée. *Tuberculitermes*, *Ophiotermes*, *Euchilotermes* présentent des similitudes notables : développement du jabot, armure du gésier, garniture épineuse de la valvule entérique. *Ophiotermes* montre une évolution spéciale du diverticule aveugle de la deuxième panse, qui est spiralé, tandis qu'*Euchilotermes* possède, à coup sûr, la valvule entérique la plus spécialisée : outre une symétrie bilatérale prépondérante,

(1) Nous ignorons toutefois le cas de *Mastotermes darwiniensis*.

on y note un développement considérable d'un des bourrelets qui la constituent, avec acquisition de longues soies postérieures sans équivalents dans les autres genres. Ce phylum montre très nettement, lui aussi, une évolution « buissonnante » en des directions très variées.

Nous ne tenterons pas, actuellement, d'aller au-delà et de tracer un tableau phylogénétique des genres de Termitinæ, faute d'avoir pu étudier les formes asiatiques et sud-américaines. Nos conclusions paraissent en assez bon accord avec celles tirées de la morphologie. Si nos données s'écartent sur plusieurs points du classement donné par Ahmad (1950), les recherches récentes d'Emerson (non encore publiées) tendent à modifier ce classement, et l'éminent termitologue a bien voulu nous informer qu'il aboutissait à des conclusions « raisonnablement proches » des nôtres.

Résumé.

Le tube digestif de dix-neuf genres (sur vingt-deux) de Termitinæ africains est étudié. *Thoracotermes* est pris comme exemple. Dans l'intestin antérieur, le jabot est une assez vaste poche asymétrique ; le gésier présente six renflements longitudinaux, simples épaississements de l'épithélium recouverts de chitine et munis de très fines épines. Le mésentéron montre une limite postérieure inhabituelle : en effet, la *jonction* intestin moyen-intestin postérieur est *oblique* par rapport à l'axe du tube digestif, ce qui forme un *segment mixte* ; les quatre tubes de Malpighi qui débouchent dans un petit nodule à la jonction mésentéron-proctodeum s'appliquent en peloton dense et très contourné sur la partie mésentérique du segment mixte, l'ensemble étant entouré d'une membrane conjonctive extrêmement mince. L'intestin postérieur comporte trois parties : une première panse régulière limitée en avant par un *sphincter épineux* qui suit le segment mixte et, en arrière, par la *valvule entérique armée*, sur sa face interne, de douze bourrelets longitudinaux munis d'épines dont la forme et la disposition sont caractéristiques ; la symétrie de cette valvule est d'ordre 3 ; une deuxième panse portant un diverticule aveugle, enfin un long tube contourné qui débouche dans l'ampoule rectale volumineuse.

D'après les variations anatomiques observées dans les différents genres de la sous-famille, on peut définir deux types de tube digestif correspondant à deux lignées évolutives. Dans la « lignée *Thoracotermes* », nous plaçons les genres suivants : *Thoracotermes*, *Apilitermes*, *Crenitermes*, *Megagnathotermes*, *Orthotermes*, *Basidentitermes*, *Fastigitermes*, *Proboscitermes*, *Cubitermes*, *Procubitermes*, *Noditermes*, *Tuberculitermes*, *Ophiotermes* et *Enchilotermes* ; cette lignée se caractérise par la simplicité du gésier, l'importance et la complexité de la valvule entérique, dont les détails de structure permettent d'identifier chaque genre et qui acquiert parfois une symétrie bilatérale, l'existence d'un diverticule aveugle sur la seconde panse de l'intestin postérieur. Dans la « lignée *Termes* » (qui comprend les genres *Termes*, *Pericapritermes*, *Capritermes* et *Promirotermes*), la paroi

interne du gésier est garnie de renflements longitudinaux dont la disposition générale est rigoureusement identique à celle des Termites inférieurs ; l'intestin postérieur débute par une panse de forme irrégulière à l'extrémité postérieure de laquelle se trouve une valvule entérique plus simple et moins fortement armée que celle de *Thoracotermes* ; la deuxième panse ne possède pas de diverticule aveugle.

Le genre *Ceratotermes*, étudié à part, présente des dispositions originales qui rendent son classement difficile.

Summary

The digestive tract in 19 out of the 22 genera of African *Termitinae* has been studied. *Thoracotermes brevinotus* is taken as the type. In its fore-gut the crop is quite wide and asymmetrical. The gizzard has six longitudinal folds that are simple thickenings of the epithelium covered with chitin and very fine bristles. The mid-gut, whose posterior limit is unusual, forms a junction with the hind-gut that is oblique with reference to the axis of the digestive tract, thus forming a mixed segment. The four Malpighian tubes that open into a little nodule at this junction form a dense cluster around the mid-gut end of the mixed segment, the whole being envelopped by a very thin conjunctive membrane. The hind-gut consists of three parts; the first a regular pouch limited in front by a spiny sphincter which follows the mixed segment and at the rear by a trisym-metric enteric valve that has on its inner surface twelve longitudinal folds armed with characteristically disposed bristles; a second pouch that carries a blind diverticulum; and finally a long convoluted tube that leads into the voluminous rectal bulb.

From the anatomical variations observed in the different genera of the sub-family, two types of digestive tracts that correspond to two lines of evolution may be discerned. Under *Thoracotermes* the following genera may be aligned: *Thoracotermes*, *Apilitermes*, *Crenetermes*, *Megagnathotermes*, *Orthotermes*, *Basidentitermes*, *Fastigitermes*, *Proboscitermes*, *Cubitermes*, *Procubitermes*, *Noditermes*, *Tuberculitermes*, *Ophiotermes* and *Euchilotermes*. This line is characterised by the simplicity of its gizzard, the importance and complexity of the enteric valve whose structural details characterise each genus and which at times acquires a bilateral symmetry, and the presence of a blind diverticulum on the second pouch of the hind-gut.

Among *Termes* and allied genera, *Pericapritermes*, *Capritermes* and *Promirotermes*, the internal wall of the gizzard is covered with longitudinal folds whose arrangement is exactly the same as that in the lower Termites. The hind-gut begins as an irregular pouch, at the posterior end of which is found an enteric valve simpler and less armed than in *Thoracotermes*. The second pouch does not possess a blind diverticulum.

The genus *Ceratotermes*, which has been studied apart, exhibits certain original characteristics that render its classification difficult.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Les colonies dont les références sont données ici appartiennent à la collection du Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés.

- Thoracotermes brevinotus* Silvestri. — TN 212, det. et coll. Ch. Noirot, Adiopodoumé, près d'Abidjan (Côte-d'Ivoire), 16 juillet 1947.
- Apilitermes longiceps* Sjöstedt. — T 981, det. et coll. P.-P. Grassé et Ch. Noirot, Makokou (Gabon), 22 janvier 1957.
- Crenetermes albotarsalis* Sjöstedt. — T 907, det. et coll. P.-P. Grassé et Ch. Noirot, Makokou (Gabon), 10 janvier 1957.
- Megagnathotermes notandus* Silvestri. — TN 271, det. et coll. Ch. Noirot, Ferkessédougou (Côte-d'Ivoire), 29 septembre 1947.
- Cubitermes severus* Silvestri. — TN 201, det. et coll. Ch. Noirot, Adiopodoumé, près d'Abidjan (Côte-d'Ivoire), 22 mai 1947. Cette détermination est donnée avec quelques réserves ; les caractères de l'Imago correspondent bien à ceux indiqués par Silvestri (1914) ; les caractères du soldat sont également concordants, sauf les mandibules, nettement plus arquées dans nos exemplaires.
- Orthotermes depressifrons* Silvestri. — TN 337, det. et coll. Ch. Noirot, Forêt de la Mamba, N. d'Abidjan (Côte-d'Ivoire), 20 octobre 1947.
- Basidentitermes mactus* Sjöstedt. — TN 118, det. et coll. Ch. Noirot, Adiopodoumé, près d'Abidjan (Côte-d'Ivoire), 12 mars 1947.
- Proboscitermes tubuliferus* Sjöstedt. — T 912, det. et coll. P.-P. Grassé et Ch. Noirot, Makokou (Gabon), 10 janvier 1957.
- Fastigitermes jucundus*. — T 710, det. et coll. P.-P. Grassé et Ch. Noirot, Boukoko, près de M'baiki (Oubangui-Chari), 6 juillet 1948.
- Tuberculitermes bycanistes* Sjöstedt. — T 960, det. et coll. P.-P. Grassé et Ch. Noirot, Forêt du Bouéni, près de Makokou (Gabon), 16 janvier 1957.
- Ophiotermes grandiliabus* Emerson. — TN 116, det. et coll. Ch. Noirot, Adiopodoumé près d'Abidjan (Côte-d'Ivoire), 12 mars 1947.
- Euchilotermes acutidens* Silvestri. — TN 334, det. et coll. Ch. Noirot, Forêt de la Mamba, N. d'Abidjan (Côte-d'Ivoire), 20 octobre 1947.
- Noditermes* sp. — T 963, det. et coll. P.-P. Grassé et Ch. Noirot, Forêt du Bouéni, près de Makokou (Gabon), 16 janvier 1957. Très proche de *Noditermes cristifrons* Wassmann, mais mandibules proportionnellement plus longues, gula (vue de profil) nettement plus renflée.
- Procubitermes ueleensis* Sjöstedt. — T 985, det. et coll. P.-P. Grassé et Ch. Noirot, Forêt de Djidji, N. de Booué (Gabon), 25 janvier 1957.
- Noditermes curvatus* Silvestri. — TN 103, det. et coll. Ch. Noirot, Adiopodoumé, près d'Abidjan (Côte-d'Ivoire), 10 mars 1947 (1).

(1) Nos spécimens correspondent assez exactement à la description de l'espèce par Silvestri (1914), mais nous nous demandons si cette espèce est bien à sa place dans le genre *Noditermes*, et si elle ne doit pas plutôt être rangée dans le genre *Procubitermes* ; la gula est certes renflée en son milieu, mais ne présente pas le processus saillant caractéristique du genre, comme le notait

- Pericapritermes urgens* Silvestri. — TN 74, det. et coll. Ch. Noirot, Adiopodoumé, près d'Abidjan (Côte-d'Ivoire), 20 février 1947.
- Pericapritermes chiasognathus* Sjöstedt. — T 983, det. et coll. P.-P. Grassé et Ch. Noirot, Makokou (Gabon), 22 janvier 1957.
- Termes hospes* Sjöstedt. — TN 12, det. et coll. Ch. Noirot, Adiopodoumé, près d'Abidjan (Côte-d'Ivoire), 31 décembre 1946.
- Termes baculi* Sjöstedt. — TN 310, det. et coll. Ch. Noirot, Adiopodoumé, près d'Abidjan (Côte-d'Ivoire), 11 octobre 1947.
- Capritermes capricornis*. — X 35, det. et coll. P. Cachan ; Manjakatempo (Madagascar), 21 décembre 1947.
- Promirotermes holmgreni* Silvestri. — TN 279, det. et coll. Ch. Noirot, Ferkessédougou (Côte-d'Ivoire), 30 septembre 1947.
- Ceratitermes valens* Silvestri. — TN 221, det. et coll. Ch. Noirot, Adiopodoumé, près d'Abidjan (Côte-d'Ivoire), 23 juillet 1947.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

1950. AHMAD (M.). — The phylogeny of Termite genera based on imago-worker mandibles (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **95**, p. 37-86).
1936. BONNEVILLE (P.). — *Recherches sur l'anatomie microscopique des Termites. Thèse*, Clermont-Ferrand, et *Arvernia biologica*, fasc. 15.
1934. CHILD (H. J.). — The internal anatomy of Termites and the histology of the digestive tract (*Termites and Termite control*, Berkeley, Calif. Univ. Press, p. 53-83).
1952. EMERSON (A. E.). — The neotropical genera *Procornitermes* and *Cornitermes* (Isoptera, Termitidae) (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **99**, **8**, p. 477-539). — 1955. Geographical origin and dispersion of Termite genera (*Fieldiana*, **37**, p. 465-521).
1912. FEYTAUD (J.). — Contribution à l'étude du Termite lucifuge (*Arch. Anat. Micros.*, **13**).
1954. GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (Ch.). — *Apicotermes arquieri* n. sp. : ses constructions et sa biologie. Considérations générales sur les Apicotermitinae (*Ann. Sci. Nat., Zool.* (11 ser.), **16**, p. 345-388).
1909. HOLMGREN (N.). — Termitenstudien. I. Anatomische Untersuchungen (*K. Svenska. Vet. Akad. Handl.*, **44**, p. 1-215). — 1912. Termitenstudien. III. Systematik der Termiten. Die Familie Metatermitidae (*K. Svenska Vet. Akad. Handl.*, **48**, p. 1-166).
1919. IMMS (A. D.). — On the structure and biology of *Archotermopsis*, together with descriptions of new species of intestinal Protozoa (*Phil. Trans. R. Soc. London*, **209**, p. 75-180).
1948. JUDD (W. W.). — A comparative study of the proventriculus of the orthopteroïd insects, with reference to its use in taxonomy (*Canad. J. Res. Sec. D, Zool. Sci.*, **26**, n° 2, p. 93-161).
1932. MONTALENTI (G.). — Gli enzimi digerenti e l'assorbimento della sostanze solubili nell'intestino delle termiti (*Arch. Zool. Ital.*, **16**).
1943. MUKERJI (D.) et RAYCHAUDHURI (S.). — On the anatomy of the alimentary system of the Termite *Termes redemanni* Wasmann (*Indian J. Ent.*, **4**, p. 173-199).
1955. NOIROT (Ch.). — Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieurs (Termitidae) (*Ann. Sci. Nat., Zool.*, **17**, p. 399-595).

déjà Sjöstedt (1925), qui est pourtant responsable de l'attribution générique. Si notre détermination spécifique est correcte, ce que nous n'affirmerons pas, n'ayant pu examiner le type, la structure de la valvule entérique parle en faveur de l'attribution au genre *Procutitermes*.

1938. PLATANIA (E.). — Ricerche sulla struttura del tubo digerente di *Reticulitermes lucifugus* Rossi, con particolare riguardo alla natura, origine e funzione della peritrofica (*Arch. Zool. Ital.*, **25**, p. 297-326).
1914. SILVESTRI (F.). — Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell'Africa occidentale. I. Termitidi (*Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. R. Scuol. Sup. Agrs Portici*, **9**, p. 1-146).
1934. SUTHERLAND (J. L.). — Notes on the histology of the alimentary canal in some Australian Termites (*Proc. R. Soc. Vict.*, Melbourne, **47**, p. 1-13).
1935. WEYER (F.). — Epithelenerneuerung im Mitteldarm der Termiten während der Häutung (*Zeitsch. Morphol. Oekol. Tiere*, **30**, p. 648-672).

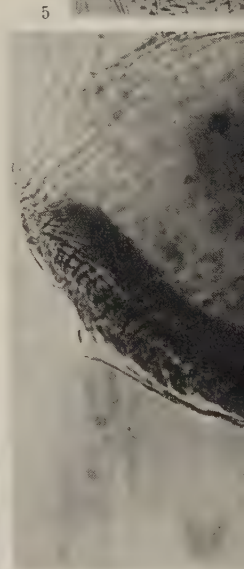
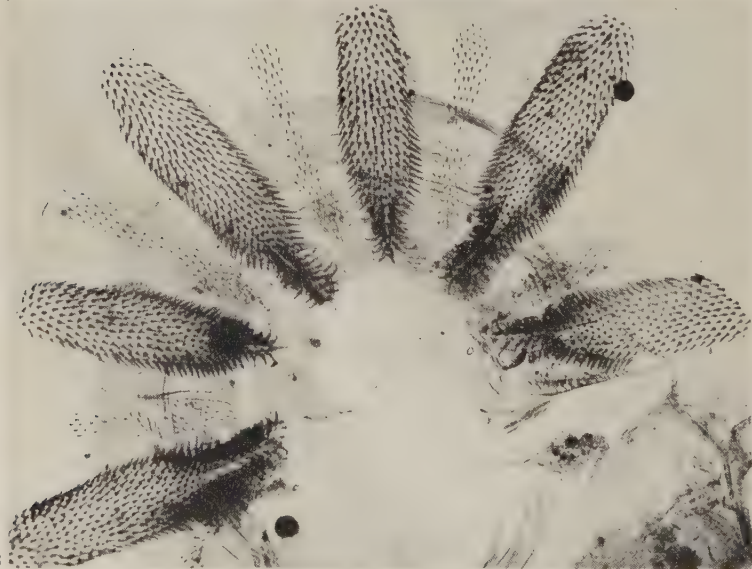
LÉGENDES DES PLANCHES HORS TEXTE

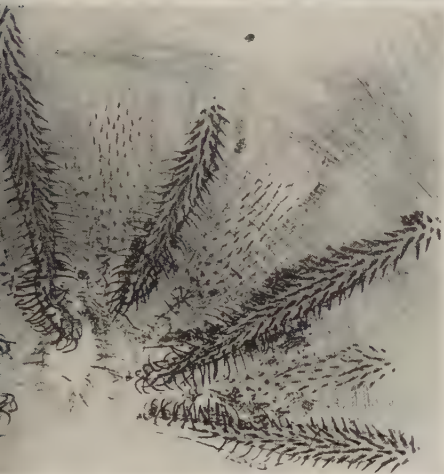
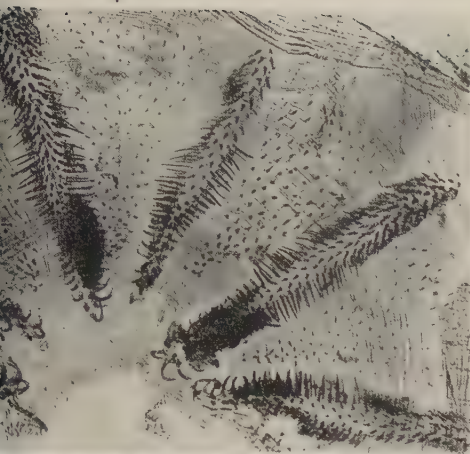
PLANCHE I.

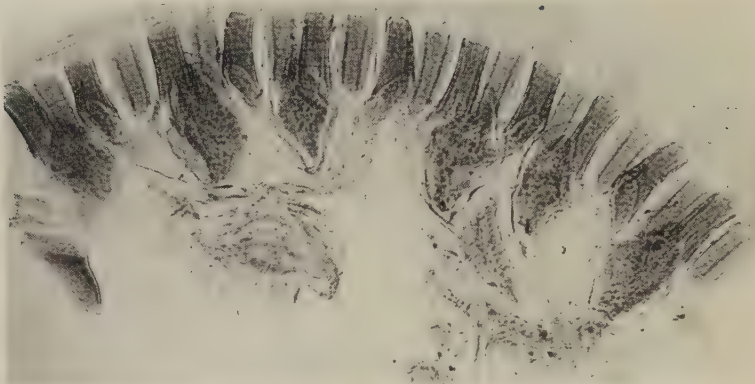
- FIG. 1 à 5. — Valvules entériques montées *in toto* après avoir été ouvertes et étalées ; face interne.
1, *Thoracotermes brevinotus* ($\times 80$) ; 2, *Proboscitermes tubuliferus* ($\times 135$) ; 3, *Megagnathotermes notandus* ($\times 55$) ; 4, *Cubitermes severus* ($\times 70$) ; 5, *Noditermes curvatus* ($\times 85$).
- FIG. 6. — *Euchilotermes acutidens* ; portion de la valvule entérique montrant le bourrelet principal hypertrophié avec son bouquet de longues soies postérieures dépassant l'ouverture de la valvule. A gauche, la section passe par un bourrelet intermédiaire ($\times 125$).
- FIG. 7. — *Ophiotermes grandilabius* ; portion de la valvule entérique ; comparer la garniture épineuse avec celle d'*Euchilotermes* (fig. 6) ($\times 150$).
- FIG. 8. — Jabot et gésier de *Thoracotermes brevinotus*, section sagittale ($\times 125$).

PLANCHE II.

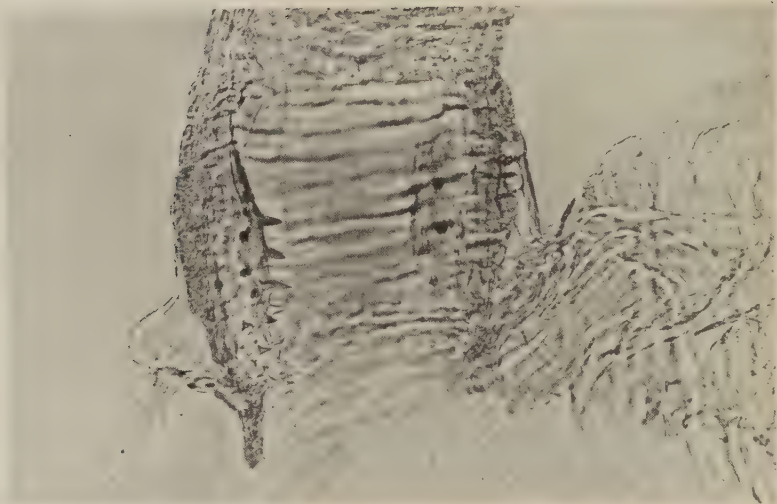
- FIG. 9. — Gésier de *Termes hospes*, ouvert et étalé, monté *in toto*, face interne ($\times 180$).
- FIG. 10. — Valvule entérique de *Termes baculi*, section sagittale ($\times 200$).
- FIG. 11. — Valvule entérique de *Pericapritermes chiasognathus*, ouverte et étalée ($\times 150$).



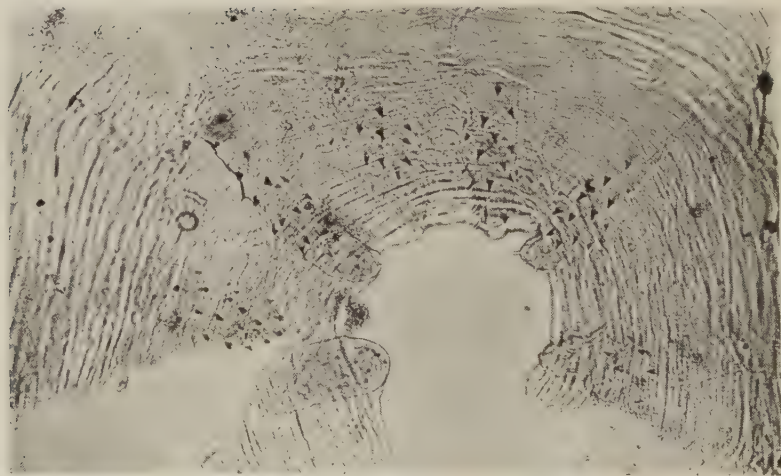




9



10



11

TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

AYRE (G. L.). — Notes on insects found in or near nests of <i>Formica subnitens</i> Creighton (Hymenoptera : <i>Formicidæ</i>) in British Columbia.....	1
AYRE (G. L.). — Some meteorological factors affecting the foraging of <i>Formica subnitens</i> Creighton (Hymenoptera : <i>Formicidæ</i>).....	147
BLACKITH (R. E.). — Visual sensitivity and foraging in social Wasps.....	159
BLACKITH (R. E.). — An analysis of polymorphism in social Wasps.....	263
BLACKITH (R. E.) and STEVENSON (J. H.). — Autumnal populations of Wasps nests.....	347
CHAUVIN (R.). — Le comportement de construction chez <i>Formica rufa</i> L.....	273
DARCHEN (R.). — Construction et reconstruction de la cellule des rayons d' <i>Apis mellifica</i>	357
DENIS (C.). — Contribution à l'étude de l'ontogenèse sensori-nerveuse du termite <i>Calotermes flavicollis</i> Fab.	171
GRASSÉ (P. P.). — Sur le nid et la biologie de <i>Cornitermes cumulans</i> (Kollar), termite brésilien	189
HASKELL (P. T.). — The relation of stridulation behaviour to ecology in certain Grasshoppers	287
JOLY (L.). — Comparaison des divers types d'adultoïdes chez <i>Locusta migratoria</i>	373
KALSHOVEN (L. G. E.). — Observations on the black Termites, <i>Hoplititermes</i> Spp. of Java and Sumatra.....	9
KOVOOR (M ^{me} J.). — Voir <i>Noirot (Ch.)</i> .	
LAPPANO (E. R.). — A morphological study of larval development in polymorphic all-worker broods of the army ant <i>Eciton burchelli</i>	31
MICHENER (C. D.) and LANGE (R. B.). — Observations on the behavior of brasilian halictid Bees. V, <i>Chloralictus</i>	379
NOIROT (Ch.) et KOVOOR (M ^{me} J.). — Anatomie comparée des Termites. I. Sous-famille des <i>Termitinæ</i>	439
PAVAN (M.) et TRAVE (R.). — Études sur les <i>Formicidæ</i> . IV. Sur le venin du Dolichodéride <i>Tapinoma nigerrimum</i> Nyl.....	299
POHL (L.). — Vergleichende anatomisch-histologische Untersuchungen an <i>Lepisma saccharina</i> Linné und der Myrmecophilen <i>Atelura formicaria</i> Heyden (Beitrag zur Myrmecophilie, zweiter Abschnitt).....	67
SCHERBA (G.). — Reproduction, nest orientation and population structure of an aggregation of mound nests of <i>Formica ulkei</i> Emery (<i>Formicidæ</i>).....	201
SCHREVEN (J.). — Beitrag zur Biologie der Schmarotzerfeldwespen <i>Sulcopolistes atrimandibularis</i> Zimm., <i>S. semenowi</i> F. Morawitz und <i>S. sulcifer</i> Zimm... ..	409
SCHNEIRLA (I. C.). — The behavior and biology of certain neartic army ants, last part of the functional season, Southeastern Arizona.....	215
SIMPSON (J.). — The factors which cause colonies of <i>Apis mellifera</i> to swarm.. ..	77

STEVENSON (J. H.). — Voir <i>Blackith (R. E.)</i> .	
TRAVE (R.). — Voir <i>Pavan (M.)</i> .	
VERRON (H.). — Interattraction olfactive chez <i>Calotermes flavicollis</i> . II. Pouvoir attractif des nymphes à l'égard des différentes castes.....	309
WEIR (J. S.). — Polyethism in workers of the Ant <i>Myrmica</i>	97
WEIR (J. S.). — Polyethism in workers of the Ant <i>Myrmica</i> (Part II).....	315
WELCH (H. E.). — <i>Agamomermis pachysoma</i> (Linstow, 1905) N. Comb. (<i>Mermithidæ: Nematoda</i>). A parasite of social Wasps.....	353
WILSON (E. O.). — Observations on the behavior of the Cerapachyine ants....	129

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS LE TOME V-1958

Numéro I

Notes on insects found in or near nests of <i>Formica subnitens</i> Creighton (Hymenoptera : <i>Formicidae</i>) in British Columbia, by GORDON L. AYRE.....	1
Observations on the black termites, <i>Hospitalitermes</i> Spp., of Java and Sumatra, by L. G. E. KALSHOVEN.....	9
A morphological study of larval development in polymorphic all-worker broods of the army ant <i>Eciton burchelli</i> , by ELEANOR RITA LAPPANO.....	31
Vergleichende anatomisch-histologische Untersuchungen an <i>Lepisma saccharina</i> Linné und der Myrmecophilen <i>Atelura formicaria</i> Heyden (Beitrag zur Myrmecophilie, zweiter Abschnitt), von LOTHAR POHL.....	67
The factors which cause colonies of <i>Apis mellifera</i> to swarm, by J. SIMPSON.....	77
Polyethism in workers of the ant <i>Myrmica</i> , by J. S. WEIR.....	97
Observations on the behavior of the Cerapachyine ants, by E. O. WILSON...	129

Numéro II

Some meteorological factors affecting the foraging of <i>Formica subnitens</i> Creighton (Hymenoptera : <i>Formicidae</i>), by Gordon L. AYRE.....	147
Visual sensitivity and foraging in social wasps, by R. E. BLACKITH.....	159
Contribution à l'étude de l'ontogenèse sensori-nerveuse du termite <i>Calotermes flavicollis</i> Fab., par Christian DENIS.....	171
Sur le nid et la biologie de <i>Cornitermes cumulans</i> (Kollar), termite brésilien, par Pierre-P. GRASSÉ.....	189
Reproduction, nest orientation and population structure of an aggregation of mound nests of <i>Formica ulkei</i> Emery (<i>Formicidae</i>), by Gerald SCHERBA.....	201
The behavior and biology of certain nearctic army ants, last part of the functional season, Southeastern Arizona, par I. C. SCHNEIRLA.....	215

Numéro III

An analysis of polymorphism in social Wasps, by R. E. BLACKITH.....	263
Le comportement de construction chez <i>Formica rufa</i> I, par Rémy CHAUVIN...	273

The relation of stridulation behaviour to ecology in certain Grasshoppers, by P. T. HASKELL.....	287
Études sur les Formicidæ. IV. Sur le venin du Dolichodéride <i>Tapinoma niger-rimum</i> Nyl, par M. PAVAN et R. TRAVE.....	299
Interattraction olfactive chez <i>Calotermes flavicollis</i> . II. Pouvoir attractif des nymphes à l'égard des différentes castes, par Henri VERRON.....	309
Polyethism in workers of the Ant <i>Myrmica</i> (Part II), by J. S. WEIR.....	315

Numéro IV

Autumnal populations of Wasps nests, by R. E. BLACKITH and J. H. STEVENSON.....	347
<i>Agamomermis pachysoma</i> (Linstow, 1905) N. Comb. (<i>Mermithidæ: Nematoda</i>), A parasite of social Wasps, by H. E. WELCH.....	353
Construction et reconstruction de la cellule des rayons d' <i>Apis mellifica</i> , par Roger DARCHEN	357
Comparaison des divers types d'adultoïdes chez <i>Locusta migratoria</i> L., par L. JOLY.....	373
Observations on the behavior of brasilian halictid Bees. V, <i>Chloralictus</i> , by CHARLES D. MICHENER and RUDOLF B. LANGE.....	379
Beitrag zur Biologie der Schmarotzerfeldwespen <i>Sulcopolistes atrimandibularis</i> Zimm., <i>S. semenowi</i> F. Morawitz und <i>S. sulcifer</i> Zimm., von JOACHIM SCHEVEN	409
Anatomie comparée du tube digestif des Termites. I. Sous-famille des <i>Termitinæ</i> , par CH. NOIROT et M ^{me} J. KOVOOR.....	439

NOTES POUR LES AUTEURS

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive, et leur étendue ne pourra pas dépasser 20 pages (28 lignes de 67 caractères par page) dactylographiées, illustration comprise.
- 5° Le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation : Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).
- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées **SANS DÉLAI** au secrétaire : G. Richard, Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences, RENNES (I.-et-V.) — France.

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

I. — **Publications périodiques.** — LE BULLETIN SIGNALÉTIQUE. — Le Centre de Documentation du C. N. R. S. publie un « Bulletin Signalétique » dans lequel sont signalés par de courts extraits classés par matières tous les travaux scientifiques, techniques et philosophiques publiés dans le monde entier. Abonnement annuel (y compris la Table générale des Auteurs).

2° partie (biologie, physiologie, zoologie, agriculture).

France : 10 000 francs. Étranger : 12 000 francs.

Tirage à part, 2° partie, Section XI (biologie animale, génétique, biologie végétale).

France : 5 100 francs. Étranger : 5 500 francs.

Section XII (agriculture, aliments et industries alimentaires).

France : 1 600 francs. Étranger : 2 000 francs.

Abonnement au Centre de Documentation du C. N. R. S., 16, rue Pierre-Curie, Paris (V^e). C. C. P. Paris 9131-62. Tél. : DANton 87-20.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE. — Revue trimestrielle publiée sous les auspices du « Comité des Archives de Zoologie expérimentale et générale ».

Prix de l'abonnement : France : 4 500 francs. Étranger : 5 000 francs.

Vente : Presses de la Cité, 116, rue du Bac, Paris (VI^e).

JOURNAL DES RECHERCHES DU C. N. R. S. — Publication trimestrielle.

Abonnement annuel (4 numéros) : France : 800 francs. Étranger : 1 000 francs.

Prix du numéro : France : 220 francs. Étranger : 275 francs.

Vente : Laboratoires de Bellevue, 1, place Aristide-Briand, Bellevue.

II. — **Ouvrages.** — Franklin PIERRE: *Écologie et Peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental*. 1 vol. in-8° raisin, de 332 pages et 16 planches, relié pleine toile jaune. 3 200 francs.

III. — **Colloques internationaux.** — XXXIII : *Écologie*..... 2 700 francs.

XXXIV : *Structure et Physiologie des Sociétés animales*..... 2 500 francs.

Renseignements et Vente : Service des publications du C. N. R. S., 13, quai Anatole-France, Paris (VII^e). C. C. P. Paris 9061-11. Tél. : INV. 45-95.

FILED IN STACKS
FILED IN STACKS
JUN 1968

